

JAHRBUCH FÜR  
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE  
ERSTE ABTEILUNG

---

# GEGENBAURS MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von  
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve

★

Unter Mitwirkung der Professoren,

Dr. A. DABELOW in Mainz, Dr. D. STARCK in Frankfurt/Main

Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn

★

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. BECHER

MÜNSTER/WESTF.

UND

PROF. DR. G. HERTWIG

HALLE (S.)

II

★

99. BAND, HEFT 3

MIT 1 FARBTAFEL, 101 ABBILDUNGEN UND 18 TABELLEN

G. HERTWIG ZUM 70. GEBURTSTAG



LEIPZIG 1958  
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT  
GEEST & PORTIG K.-G.

Printed in Germany



## Mitteilung an die Herren Mitarbeiter!

Das Morphologische Jahrbuch erscheint in Heften, die zu je vier einen Band bilden. Manuskripte sind unmittelbar an die Herausgeber einzuschicken. Der **Höchstumfang** der in der Zeitschrift erscheinenden Arbeiten ist auf **drei Druckbogen** festgesetzt.

Arbeiten vergleichend-anatomischer Art müssen über die Beschreibung hinausgehend zur Lösung einer morphologischen oder funktionellen Fragestellung beitragen. Die einfache Beschreibung von tierischen Organen ist als Materialsammlung und Kasuistik noch keine Morphologie. So hat auch die Beschreibung von Varietäten nur Sinn, wenn sie zur Aufklärung ihrer Entstehung in irgendeiner Form beiträgt.

Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden; die Abbildungen sind möglichst als Textfiguren einzurichten. Der Maßstab für die Wiedergabe und der Platz im Text sind anzugeben. Die Beigabe farbiger Tafeln ist, wenn irgend möglich, zu vermeiden. Bei der Verteilung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des im Morphologischen Jahrbuch üblichen Tafelformates nicht überschritten wird.

Auf Wunsch der Autoren können auch **fremdsprachige Zusammenfassungen** in Englisch, Französisch, Russisch und Spanisch abgedruckt werden, wenn die Autoren die **fremdsprachige Zusammenfassung** selbst liefern. Erscheint die Arbeit in einer fremden Sprache, so muß eine deutsche Zusammenfassung beigelegt werden.

Die Figurenunterschriften sind **nicht** auf die Vorlagen zu schreiben, sondern auf einem besonderen Blatt beizulegen, ebenso sind Figurenvorlagen besonders einzusenden, **nicht** in das Manuskript einzukleben.

Am Schluß jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenfassung zu bringen.

Die Literaturhinweise erfolgen in vollständiger Form. Es werden angegeben: Zuname des Verfassers, Vorname (abgekürzt), Titel des Buches, Auflage, Verlagsort, Verlag und Erscheinungsjahr. Bei Zeitschriftenartikeln werden genannt: Zuname des Verfassers, Vorname (abgekürzt), vollständiger Titel der Arbeit, Zeitschrift, Band, Jahreszahl in Klammern, Seitenzahl.

Wir machen ausdrücklich darauf aufmerksam, daß **Korrekturkosten** nur in Höhe von 10 % der Satzkosten übernommen werden. Mit weiteren Kosten müssen die Herren Autoren belastet werden.

Die Herren Verfasser werden im Interesse der von ihnen selbst gewünschten raschen Veröffentlichung ihrer Aufsätze gebeten, deren **Korrekturen** baldmöglichst zu erledigen und zurückzuschicken.

**Besprechungsexemplare** bitten wir direkt an den Verlag zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten von den Arbeiten 50 Sonderabzüge kostenlos. Die Beiträge werden außerdem bis zum Höchstumfang von 3 Bogen mit DM 20,—, pro Bogen honoriert. Für Beiträge, die besonders hohe Anforderungen an die Bildreproduktion stellen, wird kein Honorar gezahlt.

Die Herausgeber:

Prof. Dr. H. Becher

Anatomisches Institut  
der Universität Münster

Prof. Dr. G. Hertwig

Anatomisches Institut  
der Universität Halle (Saale)

Münster (Westf.), Vesaliusweg 2—4    Halle (Saale), Große Steinstraße 52

**Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G.**

Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8



# **Über die Arterien der Pars caudalis des menschlichen Rückenmarkes und das Vorkommen arterio-venöser Anastomosen im Stromgebiet der A. radicularis magna<sup>1</sup>**

Von  
**D. Roll**

Mit 13 Abbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 8. August 1957)

## **Inhaltsübersicht**

I. Einleitung .....	425
II. Material und Methoden .....	426
III. Befunde.....	428
A. Die Arterien des caudalen Rückenmarksabschnittes.....	428
B. Arterio-venöse Anastomosen .....	443
C. Die Blutstromrichtung und ihre Bedeutung für den caudalen Rückenmarksabschnitt .....	449
IV. Zusammenfassung .....	452
V. Schrifttum .....	453

## **I. Einleitung**

Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit waren klinische Beiträge zum Thema der spinalen Mangeldurchblutung (W. Bartsch, 1954; K. J. Zülch, 1953, 1954). Voraussetzung für die Beantwortung klinischer Fragen ist jedoch die Kenntnis der morphologischen Grundlagen. Das Studium der einschlägigen Literatur über die arterielle Versorgung des menschlichen Rückenmarkes zeigte aber, daß die

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.



von den einzelnen Autoren beschriebenen Befunde teilweise einer Nachuntersuchung und Erweiterung bedürfen. Daraus ergab sich die Aufgabenstellung für meine Arbeit.

Auf Grund der eigenen Ergebnisse halte ich es für zweckmäßig, bezüglich der Arterien des Rückenmarkes einen caudalen von einem cranialen Abschnitt zu unterscheiden. Der caudale Abschnitt ist im Gegensatz zum cranialen durch folgende Merkmale charakterisiert: 1. Einen Hauptzufluß, der alle anderen Zuflüsse an Größe und Bedeutung übertrifft, die *A. radicularis magna*. Der craniale Abschnitt hat dagegen nur gleichwertige Zuflüsse. 2. Das Fehlen der für die *A. spinalis anterior* im cranialen Abschnitt typischen Partialströme. Der *Ramus descendens* der *A. radicularis magna*, der caudale Anteil der *A. spinalis anterior*, stellt eine einheitliche Strombahn dar. 3. Arterio-venöse Anastomosen, die vorzugsweise im Stromgebiet der *A. radicularis magna* vorkommen. 4. Einen lokalen Kompensationsmechanismus, der im Dienste der Anpassung an den wechselnden Blutbedarf steht. Die genannten Merkmale lassen eine Sonderstellung des caudalen Rückenmarksabschnittes erkennen. Diesen Rückenmarksabschnitt habe ich genauer untersucht und in dieser Arbeit beschrieben.

## II. Material und Methoden

Untersucht wurden 17 Rückenmarke aus dem Sektionsgut des Behring-Krankenhauses. Nachstehende Tabelle charakterisiert das Material.

Der eigentlichen Untersuchung der Rückenmarksgefäße gingen folgende Arbeiten voraus:

Entfernung des *M. sternocleidomastoideus*, des *Venter caudalis musculi omohyoidei* sowie einiger Wurzeln des *Plexus brachialis* und danach Unterbindung folgender Gefäße: *Trunci thyreocervicales* et *costocervicales*, *Aa. transversae colli* und *Aa. carotides internae* et *communes* beiderseits, links *A. vertebralis*.

Die Injektion mit Pansch-Masse erfolgte in jedem Falle von der *A. vertebralis dextra* aus. Es wurden jeweils ca. 100 cm<sup>3</sup> Pansch-Masse mit der Glas- (Janet) bzw. Druckspritze (Hochstetter) injiziert.

Herstellung der Pansch-Masse:

1. Feinstes Weizenmehl wird mit etwas Farbe (Quecksilbersulfid) verrieben.



2. Verrühren dieses Gemisches mit Wasser bis zur kuchenteigartigen Konsistenz.

Tabelle 1

Nr.	Alter	Geschlecht	Vorhandene Segmente	Klinische Diagnose
I	74	weibl.	D <sub>5</sub> —Co	Rectum-Ca
II	66	weibl.	D <sub>3</sub> —Co	Encephalomalacie
III	89	weibl.	D <sub>5</sub> —Co	Cerebralsklerose, Herzinsuffizienz
IV	83	weibl.	D <sub>5</sub> —Co	Herzinsuffizienz
V	82	männl.	D <sub>4</sub> —L <sub>1</sub>	Pankreasnekrose
VI	58	weibl.	D <sub>5</sub> —Co	Pneumonie re., Erguß li.
VII	59	männl.	D <sub>2</sub> —Co	Apoplexia cerebri mit Hemiplegie re.
VIII	81	weibl.	D <sub>2</sub> —Co	Herz- und Kreislaufversagen, Hypostat. Pneumonie
IX	33	männl.	C <sub>2</sub> —Co	Appendicitis, Lungenembolie
X	71	weibl.	D <sub>4</sub> —Co	Herz- und Kreislaufversagen
XI	68	männl.	C <sub>1</sub> —Co	Hinterwandinfarkt
XII	76	weibl.	C <sub>6</sub> —Co	Schwere Dekompensation
XIII	83	weibl.	C <sub>6</sub> —Co	Zustand nach Tablettenvergiftung und apoplektischem Insult
XIV	69	weibl.	C <sub>6</sub> —Co	Carcinosis
XV	68	männl.	C <sub>2</sub> —S <sub>2</sub>	Apoplektischer Insult
XVI	65	männl.	C <sub>4</sub> —Co	Herzinfarkt
XVII	74	weibl.	C <sub>1</sub> —Co	Perforierte Gallenblase, Peritonitis

Herrn Dr. med. Wagner, Prosektor des Behring-Krankenhauses in Berlin-Zehlendorf, danke ich für das mir freundlicherweise zur Verfügung gestellte Material.



3. Zugabe von 96%igem Alkohol. Unter Umrühren entsteht die sirupöse Injektionsmasse.

4. Als Zusatz etwa 5 g Kolophonium auf 1000 cm<sup>3</sup> Masse.

Die Pansch-Masse erwies sich bei meinen Arbeiten als vorteilhafteste. Sie wird ohne vorherige Erwärmung injiziert und erstarrt dann nach einiger Zeit in den Gefäßen des in Formalin eingelegten Präparates.

Im Anschluß an die Sektion der Leiche wurde die Wirbelsäule entfernt und bis zur weiteren Verarbeitung in Formalin aufbewahrt.

Die Wirbelsäulen wurden dann von den Resten des Erector trunci und vom Bandapparat befreit, die Wirbelbögen zu beiden Seiten der Dornfortsätze parallel zur Längsachse der Wirbelsäule aufgesägt. Nach Abtragung der Wirbelbögen wurde das Rückenmark mit der Dura mater herausgenommen und letztere abschließend entfernt.

Die Untersuchung der Rückenmarke ergab eine unterschiedliche Füllung der Gefäße. Gut gefüllte Gefäßabschnitte wechselten mit ungefüllten und solchen, die nur durch einen dünnen Wandbelag angedeutet waren. Die Injektionen mußten im Rahmen des Sektionsbetriebes durchgeführt werden. Auf die technischen Schwierigkeiten hierbei hat bereits Noeske in seiner Arbeit hingewiesen. Ein besseres Resultat ist vielleicht nur dann zu erwarten, wenn man unter geeigneten Bedingungen, wie Adamkiewicz am isolierten Rückenmark, von verschiedenen Stellen aus injizieren würde.

Der Verlauf der an der Oberfläche des Rückenmarkes gelegenen Gefäße wurde mit Hilfe des Präpariermikroskopes (30fache Vergr.) verfolgt.

Die Injektionen zwecks Darstellung der spinalen Arterien habe ich gemeinsam mit Herrn Noeske vorgenommen.

### III. Befunde

#### A. Die Arterien des caudalen Rückenmarksabschnittes

Die Versorgungsquellen für den caudalen Abschnitt des Rückenmarkes sind die Rami spinales der unteren *Aa. intercostales*, der *Aa. lumbales*, der *A. lumbalis ima* und *A. iliolumbalis* sowie der *A. sacralis lateralis*. Die Rami spinales der *A. lumbalis ima* und der *A. iliolumbalis* vereinigen sich zu einem Ast, der in das Foramen intervertebrale zwischen fünftem Lendenwirbel und erstem Kreuzbein-



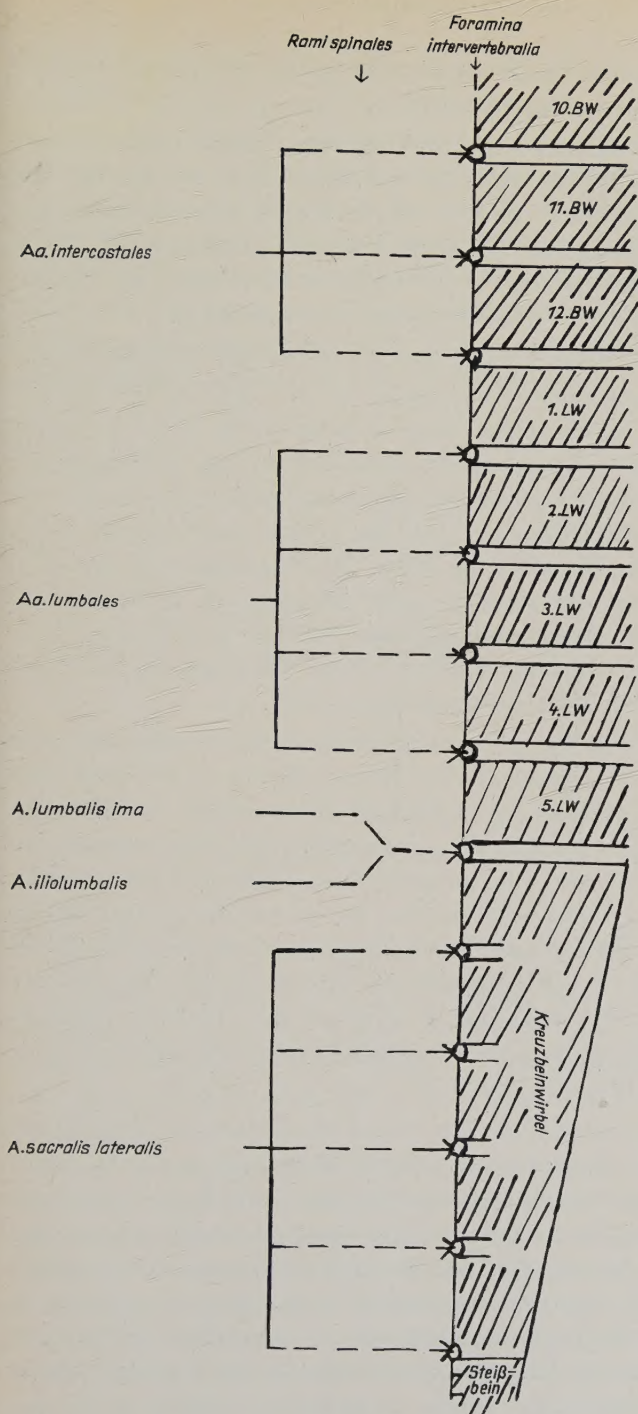


Abb. 1. Versorgungsquellen für den caudalen Rückenmarkabschnitt

wirbel eintritt (Abb. 1). Normalerweise dringt in jedes Zwischenwirbelloch nur ein Ramus spinalis ein.

Der *Ramus spinalis* tritt mit drei typischen Ästen in den Wirbelkanal ein. Der ventrale (Ramulus ventralis) und der dorsale Ast (Ramulus dorsalis) führen dem Wirbelkörper bzw. Wirbelbogen Blut zu. Der mittlere Ast, die Nervenarterie, von Kadyi (1886) als *A. nervo-medullaris* bezeichnet, gibt eine Vorder- und eine Hinterwurzelarterie ab, die an das Rückenmark herantreten.

Die Frage nach dem konstanten Auftreten der einzelnen Rami spinales kann noch nicht beantwortet werden, da hierüber genaue Untersuchungen fehlen. Diese Frage ist aber für die Blutversorgung des Rückenmarkes von untergeordneter Bedeutung, da weniger die Zahl der Rami spinales als die der Wurzelarterien in diesem Zusammenhang interessiert. Nur ein Teil der jeweils vorhandenen Rami spinales ist durch Vermittlung seiner Aufzweigungen an der arteriellen Versorgung des Rückenmarkes beteiligt (s. auch Kadyi, 1886). Die Anzahl der direkten Zuflüsse (Vorder- und Hinterwurzelarterien) ist aber, wie schon Kadyi betont, durchaus den Erfordernissen der spinalen Durchblutung angemessen.

Die Nervenarterie, *A. nervo-medullaris*, durchbohrt die Dura mater und teilt sich innerhalb des Durasackes in eine Vorder- und eine Hinterwurzelarterie (*A. radicularis anterior* und *A. radicularis posterior*), die längs der Spinalnervenzwurzeln zum Rückenmark verlaufen. Viele Nervenarterien geben jedoch keinen Rückenmarksast ab. Kadyi hat durchschnittlich bei ca. 24 von insgesamt 60 Aa. nervomedullares (die letzten, rudimentären nicht gerechnet) eine oder mitunter zwei voll ausgebildete Wurzelarterien (Vorder- und Hinterwurzelarterie) gefunden. Eine der beiden Wurzelarterien ist meistens rudimentär geblieben und beschränkt sich auf die Versorgung der Nervenzwurzel.

Die Vorderwurzelarterien (*Aa. radicales anteriores*), deren bedeutendste die *A. radicularis magna* ist, geben, an der ventralen Oberfläche des Rückenmarkes angekommen, einen Ramus ascendens und einen Ramus descendens ab. Der Ramus ascendens anastomosiert mit dem absteigenden Ast der nächsthöheren Vorderwurzelarterie; der Ramus descendens dagegen vereinigt sich mit dem aufsteigenden Ast der darunter gelegenen *A. radicularis anterior*. So entsteht die ventrale Längsanastomosenkette, *A. spinalis anterior*, die von Adamkiewicz (1882) *Anastomosis spinalis antica*, von



Kadyi (1886) Tractus arteriosus anterior genannt wird. Nach den Angaben von Kadyi und Hofmann (1900) ist diese Arterienkette ursprünglich doppelt angelegt. Beide Längsanastomosen werden dann im Laufe der Entwicklung zu einem unpaaren Gefäß reduziert. Das Auftreten von Inseln (Abb. 2) ist als Zeichen einer unvollständigen Reduktion zu werten. Hofmann bemerkt, daß die Reduktion bei vielen Säugetieren wie auch beim Menschen nur in den caudalen Teilen des Rückenmarkes konstant aufgetreten ist. In den cranialen Teilen des Rückenmarkes lassen sich auch häufiger Inseln beobachten als in den caudalen (s. auch Noeske).

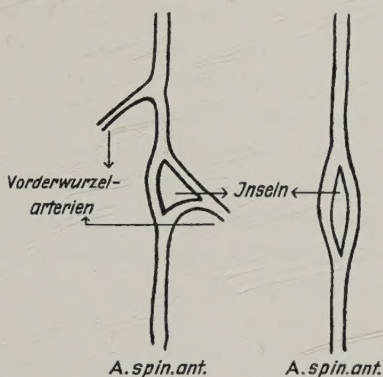


Abb. 2. Inselbildung auf Grund unvollständiger Reduktion

Die *A. spin. ant.* gibt folgende charakteristische Zweige ab:

1. *Rami laterales*, deren Endverzweigungen mit den analogen Zweigen der postero-lateralen Arterienketten zusammentreffen,
2. *Rami anteriores* zur Versorgung der Vorderstränge und 3. Sulcus- oder Centralarterien, die in die Fissura mediana ventralis eindringen.

Die Hinterwurzelarterien (*Aa. radicales posteriores*) sind zahlreicher als die Vorderwurzelarterien, haben aber ein bedeutend kleineres Kaliber als diese. Teils paarig, teils unpaarig angelegt, treten sie zumindest an jedes zweite Segment heran. Die Hinterwurzelarterien gabeln sich schon im Verlauf zwischen den hinteren Wurzelfasern in ihre auf- bzw. absteigenden Äste, die das Rückenmark nicht erreichen. Ihre vertikalen Äste bilden die postero-lateralen Stämme (Adamkiewicz: *Anastomoses laterales*; Ka-

dyi: Tractus arteriosi postero-laterales), die zwischen den Hinterwurzeln und den Seitenflächen des Rückenmarkes verlaufen. Die Zweige der postero-lateralen Stämme versorgen die Hinterstränge, die Hinterhörner mit Ausnahme ihrer Basis und den hinteren Anteil der Vorderseitenstränge.

Von den Zweigen der drei besprochenen Hauptarterienketten werden die Arterienketten zweiter Ordnung aufgebaut: die durch die vorderen Nervenwurzeln verdeckten antero-lateralen (*Aa. spinales antero-laterales*), die auf den Seitenflächen des Rückenmarkes verlaufenden lateralen (*Aa. spinales laterales*) und die hinteren Längsanastomosen (*Aa. spinales posteriores*). Sie alle haben keinen kontinuierlichen Verlauf, sondern sind nur streckenweise angedeutet. Das gilt sowohl für den caudalen als auch für den cranialen Abschnitt des Rückenmarkes (s. auch Noeske).

Die Äste der Arterienketten bilden in der Pia mater durch weitere Aufzweigung ausgedehnte arterielle Netze, die für eine zweckmäßige Verteilung des Blutes sorgen. Von den Netzen an der Rückenmarksoberfläche aus strahlen dann Endarterien radiär in die Substanz ein, so daß sich im Querschnitt ein Gefäßkranz bzw. die *Vasocorona* (Adamkiewicz, 1882) zeigt.

### Spezielle Befundbeschreibung

Der caudale Rückenmarksabschnitt ist durch das Stromgebiet der *A. radicularis magna* gekennzeichnet. Die *A. radicularis magna*, nach den Vertebralarterien das stärkste Blut zuführende Gefäß des Rückenmarkes (Durchmesser 0,8–1 mm), tritt, wie die homologen Vorderwurzelarterien an anderen Stellen, an das Rückenmark am häufigsten bei  $L_1$  heran, um dort die beiden typischen vertikal verlaufenden Äste abzugeben. Wir unterscheiden auch hier wie bei den Wurzelarterien ganz allgemein einen Ramus ascendens und einen Ramus descendens.

Der aufsteigende Ast anastomosiert wieder mit dem absteigenden Ast der nächsthöheren Vorderwurzelarterie und gibt die für die ventrale Anastomosenkette beschriebenen Zweige ab.

Der absteigende Ast, ebenfalls ein Teil der ventralen Anastomosenkette, bildet deren stärksten Abschnitt (größter Durchmesser ca. 1 mm). Seine Beteiligung am Aufbau der ventralen Anastomosenkette dürfte in erster Linie entwicklungsgeschichtlich von Bedeutung sein. Bei Betrachtung der morphologischen Verhältnisse am



voll ausgebildeten Rückenmark dagegen sollte er aus der Strombahn der A. spin. ant. herausgenommen werden, um somit seiner morphologischen und funktionellen Sonderstellung gerecht zu werden (s. auch Adamkiewicz, 1882).

In teilweise geschlängelt und teilweise geradem Verlauf, manchmal mit Inselbildung, läßt sich der Ramus descendens bis zum Filum terminale verfolgen. Oftmals sind noch die vertikalen Äste einer letzten kleineren Vorderwurzelarterie in seinen Verlauf eingeschaltet; in zwei Fällen konnte ich noch je zwei kleinere Vorderwurzelarterien unterhalb der A. radicularis magna beobachten.

Die Zweige des Ramus descendens sind bedeutender als die des Ramus ascendens. Die Rami laterales et anteriores des absteigenden Astes breiten sich in ganzen Netzen aus, die die Wurzeln des mächtigen Plexus lumbo-sacralis umspinnen. In Höhe des dritten bis fünften Sacralsegmentes gehen nach beiden Seiten je ein *Ramus crucians* (Adamkiewicz) bzw. *Ramus anastomoticus arcuatus* (Kadyi) ab. Diese beiden Zweige bilden zusammen mit dem Ramus descendens der A. radicularis magna die sogenannte Crux vasculosa (Adamkiewicz). Die Rami cruciantes verlaufen bogenförmig unter den vorderen Wurzeln der letzten Nerven und unter dem Lig. denticulatum vor den hinteren Nervenwurzeln aufwärts und gehen schließlich in die postero-lateralen Anastomosenketten über.

Die von mir im Stromgebiet der A. radicularis magna beobachteten arterio-venösen Anastomosen werden im Abschnitt III, B, genauer beschrieben.

Nachstehend werden die wesentlichsten der einzelnen Rückenmarksbefunde beschrieben und tabellarisch zusammengefaßt. Hierzu sei nochmals betont, daß der auf- und der absteigende Ast der A. radicularis magna Teile der A. spin. ant. sind.

## Rückenmark Nr. I

Die A. radicularis magna trat, von links kommend, bei L<sub>2</sub> an das Rückenmark heran. Ihre Aufzweigungen bildeten mit einem kleinen von cranial nach caudal durchlaufenden Verbindungsast eine dreieckige Insel. Der Ramus ascendens anastomosierte nach kurzem Verlauf mit dem absteigenden Ast einer bei L<sub>1</sub> befindlichen Vorderwurzelarterie. Der Ramus descendens der A. radicularis magna hatte von L<sub>1</sub> bis L<sub>5</sub> ein besonders starkes Kaliber, das dann im sacralen Bereich kleiner wurde. Zwei weitere arterielle Zuflüsse waren rechts

bei  $S_1$  und  $S_3$  zu beobachten. Die bei  $S_1$  gefundene Vorderwurzelarterie verursachte durch ihre Einmündung in den Ramus descendens der A. radicularis magna für eine kurze Strecke eine geringfügige Abweichung derselben von der Mittellinie nach rechts. Die beiden Rami cruciantes (Abb. 3) befanden sich bei  $S_4$ . Eine bei  $L_5$  gefundene arterio-venöse Anastomose wird im Abschnitt III, B, beschrieben.

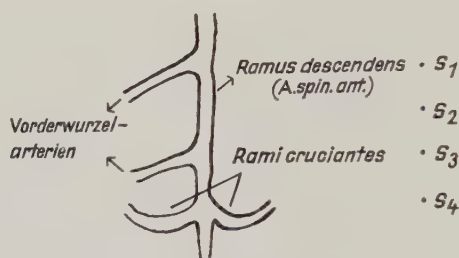


Abb. 3. Rami cruciantes bei  $S_4$

## Rückenmark Nr. II

Die bei  $L_1$  links beobachtete A. radicularis magna bildete mit ihrem Ramus descendens einen in der Mittellinie nach cranial gerichteten spitzen Winkel. Anfangs einen Bogen nach rechts beschreibend, zeigte der absteigende Ast von  $L_2$  an bis zum Filum terminale einen geraden Verlauf, der auch nicht durch eine bei  $L_4$  gefundene rechte Vorderwurzelarterie beeinflusst wurde. Die Rami cruciantes fanden sich bei  $S_4$ . Das Kaliber des Ramus descendens wurde in caudaler Richtung allmählich kleiner. Bezüglich der nachgewiesenen arterio-venösen Anastomosen verweise ich auf Abschnitt III, B.

## Rückenmark Nr. III

Auch hier erreichte die A. radicularis magna von links das Rückenmark bei  $L_1$ . Der Ramus descendens verlief gerade und wies keine Besonderheiten auf. Die Rami cruciantes konnten an diesem Rückenmark bei  $S_5$  beobachtet werden.

## Rückenmark Nr. IV

Die A. radicularis magna zeigte, von links bei  $D_9$  an das Rückenmark herantretend, ihre übliche Aufzweigung. Der Ramus descendens beschrieb von  $D_9$  bis  $D_{11}$  einen Bogen nach rechts und war



bis  $L_4$  besonders stark. Eine linke Vorderwurzelarterie bei  $L_2$  und eine rechte bei  $L_3$  hatten auf seinen unterhalb des Bogens geraden Verlauf keinen Einfluß. Die Rami cruciantes gingen bei  $S_3$  vom absteigenden Ast der A. radicularis magna ab.

#### Rückenmark Nr. V

Die Segmente  $L_2$  bis Co fehlten diesem Rückenmark. Die A. radicularis magna fand sich bei  $D_{11}$ , von links kommend. Der noch bis  $L_1$  verfolgbare Ramus descendens war stärker als sonst ausgebildet, während der Ramus ascendens nur ein kleines Kaliber erkennen ließ.

#### Rückenmark Nr. VI

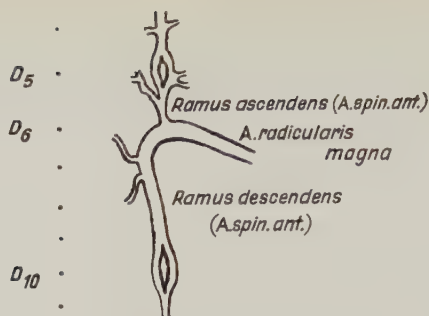
Die A. radicularis magna war auf der linken Seite bei  $D_{10}$  zu beobachten. Auf derselben Seite verlief eine kleinere Vorderwurzelarterie bei  $D_{12}$  zum Rückenmark. Der Ramus descendens wich in seiner ganzen Länge nicht von der Mittellinie ab. Sowohl vom aufsteigenden als auch vom absteigenden Ast der A. radicularis magna gingen auffallend viele Rami anteriores et laterales ab. Die Rami cruciantes befanden sich bei  $S_3$ .

#### Rückenmark Nr. VII

Die Äste der links bei  $L_1$  an das Rückenmark herantretenden A. radicularis magna waren ohne Besonderheiten. Auf der rechten Seite waren bei  $L_4$  die vertikalen Äste einer kleineren Vorderwurzelarterie in den Verlauf des Ramus descendens eingeschaltet, ohne eine Abweichung desselben von der Mittellinie herbeizuführen. Die Rami cruciantes wurden bei  $S_4$  gefunden. Die beobachteten arterio-venösen Anastomosen sind im Abschnitt III, B, näher beschrieben.

#### Rückenmark Nr. VIII

Die A. radicularis magna befand sich bei  $D_6$  links. Der Ramus ascendens und auch der Ramus descendens hatten je eine Insel (Abb. 4). Die Insel des aufsteigenden Astes fand sich bei  $D_5$ , die des absteigenden Astes bei  $D_{10}$ . Unterhalb der letzteren verringerte sich der Durchmesser des Ramus descendens erheblich. Lage der Rami cruciantes bei  $S_3$ .

Abb. 4. Inselbildung bei  $D_5$  und  $D_{10}$ 

### Rückenmark Nr. IX

Wie bei Rückenmark Nr. VIII wurde die *A. radicularis magna* links bei  $D_6$  beobachtet. Ein weiterer arterieller Zufluß rechts bei  $L_3$  verursachte eine leichte Abweichung des *Ramus descendens* nach links. Von den *Rami cruciantes* war an diesem Präparat nur der rechte bei  $S_4$  aufzufinden.

### Rückenmark Nr. X

Die *A. radicularis magna* trat, von links kommend, an das Rückenmark bei  $D_8$  heran. Ihre Äste zeigten einen geraden Verlauf und waren ohne besondere Merkmale. Lage der *Rami cruciantes* bei  $S_4$ .

### Rückenmark Nr. XI

Im Gegensatz zu Rückenmark Nr. X trat die *A. radicularis magna* hier von rechts an das Segment  $D_8$  heran. Eine ebenfalls von rechts kommende Vorderwurzelarterie fand sich bei  $L_2$ . Der *Ramus descendens*, zunächst links von der Mittellinie verlaufend, erreichte diese bei  $D_{12}$ . Ein *Ramus crucians* wurde rechts an der Grenze zwischen  $S_4$  und  $S_5$  beobachtet.

### Rückenmark Nr. XII

Lage der *A. radicularis magna* links bei  $D_{12}$ . Von dem bogenförmigen Anfangsteil des *Ramus descendens* gingen zahlreiche Zweige in cranialer Richtung ab, von denen der oberste bei  $D_{11}$  in den *Ramus ascendens* einmündete. So bot sich an dieser Stelle das



Bild einer kleinen Insel. Eine weitere Insel befand sich im Sacralbereich des Ramus descendens. Sie erstreckte sich über die Segmente  $S_2$  und  $S_3$ . Die Rami cruciantes wurden bei  $S_5$  gefunden. Die hier nachgewiesenen arterio-venösen Anastomosen sind im Abschnitt III, B, beschrieben.

#### Rückenmark Nr. XIII

Die A. radicularis magna erreichte links bei  $D_{11}$  das Rückenmark. Der absteigende Ast war bis  $L_3$  leicht geschlängelt. Bei  $L_2$  nahm er einen linken arteriellen Zufluß in sich auf. Erwähnt sei noch die Crux vasculosa bei  $S_4$ .

#### Rückenmark Nr. XIV

Der Ramus descendens der links bei  $L_2$  gefundenen A. radicularis magna war sehr stark ausgebildet. Erst bei  $S_1$  begann der Durchmesser bedeutend kleiner zu werden. Bei  $L_3$  wurde eine linke Vorderwurzelarterie beobachtet. Die Rami cruciantes bei  $S_4$  waren etwas größer als gewöhnlich.

#### Rückenmark Nr. XV

Bei diesem Rückenmark fehlten die Segmente  $S_3$  bis Co. Die A. radicularis magna trat von rechts an das Segment  $D_{10}$  heran. Der Ramus descendens war, soweit er sich verfolgen ließ, durch ein gleichmäßiges Kaliber ausgezeichnet. Eine linke Vorderwurzelarterie befand sich bei  $L_3$ .

#### Rückenmark Nr. XVI

Die A. radicularis magna wurde links bei  $L_1$  gefunden. Auf derselben Seite befand sich noch eine Vorderwurzelarterie bei  $L_2$ . Sowohl der Ramus descendens als auch der Ramus ascendens der A. radicularis magna zeigten in ihrem ganzen Verlauf keine Abweichung von der Mittellinie. Lage der Rami cruciantes an der Grenze zwischen  $S_3$  und  $S_4$ . Bezüglich der von mir an diesem Rückenmark beobachteten arterio-venösen Anastomose sei auf Abschnitt III, B, verwiesen.

#### Rückenmark Nr. XVII

Dieses Rückenmark wies keine Besonderheiten auf. Die A. radicularis magna kam von rechts und erreichte das Rückenmark bei

Tabelle 2 Arterielle Zuflüsse des caudalen Rückenmarksabschnittes

RM. Nr.	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X		XI		XII		XIII		XIV		XV		XVI		XVII	
Seite	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li
D <sub>6</sub>																R																		
D <sub>7</sub>																																		
D <sub>8</sub>																																		
D <sub>9</sub>																																		
D <sub>10</sub>																																		
D <sub>11</sub>																																		
D <sub>12</sub>																																		
L <sub>1</sub>																																		
L <sub>2</sub>																																		
L <sub>3</sub>																																		
L <sub>4</sub>																																		
L <sub>5</sub>																																		
S <sub>1</sub>																																		
S <sub>2</sub>																																		
S <sub>3</sub>																																		
W	3	2	1	3	1	2	2	1	2	1	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1		

R = A. radicularis magna

r = arterieller Zufluß unterhalb derselben



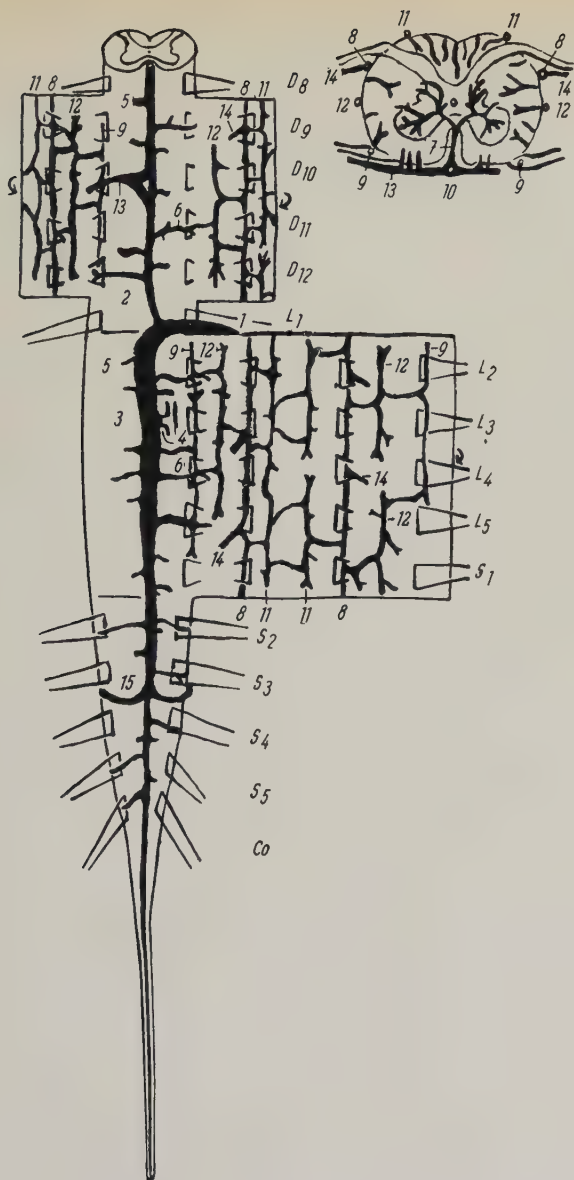


Abb. 5. Grundschemata von den Arterien des caudalen Rückenmarksabschnittes  
Querschnitt nach einer Abb. aus Mettler (1948)

- |   |                           |
|---|---------------------------|
| 1 = A. radicularis magna                      | 9 = A. spin. antero-lat.  |
| 2 = Ramus ascendens der A. radicularis magna  | 10 = A. spin. ant.        |
| 3 = Ramus descendens der A. radicularis magna | 11 = A. spin. post.       |
| 4 = Arterio-venöse Anastomose                 | 12 = A. spin. lat.        |
| 5 = Ramus anterior                            | 13 = A. radicularis ant.  |
| 6 = Ramus lateralis                           | 14 = A. radicularis post. |
| 7 = Sulcusarterie                             | 15 = Crux vasculosa       |
| 8 = A. spin. postero-lat.                     |                           |

D<sub>10</sub>. Die Rami cruciantes gingen bei S<sub>5</sub> vom Ramus descendens der A. radicularis magna ab.

Die hier angegebenen arteriellen Zuflüsse sind in Tabelle 2 übersichtlich zusammengestellt. In einem Grundschemata (Abb. 5) sollen die bisher besprochenen Arterien der Pars caudalis des menschlichen Rückenmarkes veranschaulicht werden.

### Ergebnisse und Diskussion

Unter dem Schrifttum zu diesem Thema liefern im wesentlichen die Arbeiten von Adamkiewicz (1882), Kadyi (1886) sowie Suh und Alexander (1939) vergleichbare Ergebnisse.

Wenden wir uns zunächst den die arteriellen Zuflüsse betreffenden Befunden zu, so interessiert hier in erster Linie die Lokalisation der A. radicularis magna.

Folgende Angaben liegen von den erwähnten Autoren im Vergleich zu den von mir erhobenen Befunden vor:

Tabelle 3

Autoren	Lokalisation der A. radicularis magna	Anzahl der den Ergebnissen zugrunde liegenden untersuchten Rückenmarke
Adamkiewicz	D <sub>9</sub> , D <sub>10</sub> , D <sub>11</sub>	13
Kadyi	am häufigsten bei D <sub>10</sub>	29
Suh und Alexander	zwischen D <sub>8</sub> und L <sub>4</sub> , am häufigsten bei L <sub>2</sub>	15
Roll	zwischen D <sub>6</sub> und L <sub>2</sub> , am häufigsten bei L <sub>1</sub> und D <sub>10</sub>	17

Kadyi sowie Suh und Alexander weisen darauf hin, daß die A. radicularis magna am häufigsten auf der linken Seite zu beobachten ist. Diese Aussage über die Seitenverteilung des Gefäßes kann ich auf Grund meiner Befunde nur bestätigen, denn ich fand die A. radicularis magna an 14 Präparaten links und nur an drei Präparaten rechts (s. Tabelle 2).

Kadyi beschreibt die A. radicularis magna als die unterste Vorderwurzelarterie. Wie aus Tabelle 2 ersichtlich, finden sich jedoch an neun meiner Präparate je eine kleinere Vorderwurzel-

arterie noch unterhalb der *A. radicularis magna*. An zwei Präparaten sind es sogar je zwei Gefäße dieser Art, die caudal vom größten Zufluß an das Rückenmark herantreten. Diese Vorderwurzelarterien sind jeweils in den Verlauf des *Ramus descendens* der *A. radicularis magna* eingeschaltet.

Die von Kadyi beschriebene Anzahl von Hinterwurzelarterien, nämlich 16 bis 17 für das ganze Rückenmark, stellt meinen Untersuchungen zufolge eher das Minimum dar, denn ich fand für den caudalen Abschnitt, daß allein auf einer Seite etwa an jedes zweite Segment eine Hinterwurzelarterie herangeht.

Wirklich verbindliche Angaben über die vertikalen Anastomosenketten findet man nur bei Adamkiewicz und Kadyi. Die diesbezüglichen Befunde beider Autoren stimmen anatomisch überein, weisen aber in der Nomenklatur große Abweichungen auf. Das ist vielleicht auch ein Grund dafür, daß die Längsanastomosen von einigen späteren Autoren verwechselt worden sind. Auch die Arbeit von Suh und Alexander enthält in dieser Hinsicht eine falsche Darstellung. Es handelt sich dabei um die von den auf- bzw. absteigenden Ästen der Hinterwurzelarterien gebildeten postero-lateralen Stämme. Suh und Alexander beschreiben jedoch in diesem Zusammenhang bei der Besprechung der Hinterwurzelarterien die hinteren Arterienketten, *Aa. spinales posteriores*, die in Wirklichkeit von Zweigen der postero-lateralen Stämme aufgebaut werden und zu den Arterienketten zweiter Ordnung gehören. Adamkiewicz nennt diese Anastomosenketten *Anastomoses posticae*, und Kadyi spricht von *Tractus arteriosi posteriores*. Die *Aa. spinales posteriores* verlaufen wohl auf der hinteren Rückenmarksoberfläche, zum Teil am dorsalen Rand der Hinterwurzeln, und sind in ihrem Verlauf auch nicht kontinuierlich. Sie gehen aber nicht unmittelbar aus den auf- bzw. absteigenden Ästen der Hinterwurzelarterien hervor. Suh und Alexander schreiben wörtlich:

“The posterior radicular arteries are similar<sup>1</sup> in distribution. The anastomoses, however, are accomplished by two somewhat irregular and incomplete chains located lateral to the midline; close to the dorsal edge of the posterior roots, though in some places one or the other branch may run closer to the midline. All posterior radicular arteries and their anastomoses are smaller than the anterior radicular arteries and their anastomoses. There is no continuous posterior spinal artery.”

<sup>1</sup> Es handelt sich um einen Vergleich mit den Vorderwurzelarterien. (D. Verf.)



Die mit der Arterienversorgung des Rückenmarkes zusammenhängenden klinischen Probleme sind besonders in den letzten Jahren immer wieder aufgegriffen worden. Ich halte eine Stellungnahme hierzu unter Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse für erforderlich.

Kalm (1953), der bei Besprechung verschiedener neurologischer Krankheitsbilder auf besondere Verhältnisse der spinalen Blutzirkulation hinweist, hebt als ursächlichen Faktor in erster Linie die Verlegung bzw. Einengung von Gefäßen hervor. Gegen das Beispiel der keilförmigen Erweichungen in den Rückenmarksträngen als Folge einer Verlegung der radiär in die weiße Substanz einstrahlenden Gefäße (Vasocorona/Endarterien) durch entzündliche meningeale Prozesse läßt sich von morphologischer Seite kein Einwand erheben. Das gilt auch für die Gefäßverschlüsse durch meningeale Carcinomaussaaten und Thrombose der Vorderstranggefäße bei Malaria sowie für die Einengung der Gefäße bei seniler Arteriosklerose usw. Auf die den caudalen Rückenmarksabschnitt betreffenden Folgen eines Verschlusses der A. spin. ant. (Ramus descendens der A. radicularis magna) gehe ich im Abschnitt III, C, in anderem Zusammenhang ein. Erwähnt sei nur, daß bei einem Verschluß der A. spin. ant. im cranialen Abschnitt des Rückenmarkes den Gefäßverhältnissen entsprechend mit einer Kompensation gerechnet werden muß (s. Noeske). Die von Kalm beschriebenen Höhenprädispositionen für die Auswirkungen der verschiedenen krankhaften Prozesse fänden am ehesten in der funktionellen Bedeutung der betreffenden Abschnitte (Intumescenzen !?) ihre Erklärung.

Von einem anderen Gesichtspunkt aus gehen Zülch (1953, 1954), Bartsch (1954) und Zillinger (1955) an die Problematik spinaler Durchblutungsstörungen heran. Sie stellen die Überschneidungszone zweier Gefäßversorgungsgebiete in den Mittelpunkt der Diskussion, wobei sie in ihren Überlegungen auf Max Schneiders Vergleich mit dem Berieselungssystem von Wiesen zurückgehen. Hiernach trocknen die letzten Wiesen bei verringertem Wasserzufluß zuerst aus. Bezüglich der kausalen Genese der spinalen Durchblutungsstörungen muß bei Anwendung der Schneiderschen Hypothese, ursprünglich für arterielle Versorgungsgebiete des Gehirns aufgestellt, die Verringerung der Blutdurchströmung in den Vordergrund gestellt werden.

Die genannten Autoren nehmen bei  $D_{3/4}$  (gemeint ist eine Grenzzone zwischen vertebralem und aortalem Versorgungsgebiet!) und im Rückenmarksquerschnitt eine Grenzzone an. Für die Annahme einer gefährdeten Zone bei  $D_{3/4}$  gibt es, wie auch Noeske betont, keinen morphologischen Anhaltspunkt. Im Rückenmarksquerschnitt dagegen haben wir eine Überschneidungszone zweier Gefäßversorgungsbereiche — einmal das von der A. spin. ant. ausgehende zentrifugale und zum anderen das von der Vasocorona gebildete zentripetale System. Ob hier jedoch der Vergleich mit dem Rieselungssystem von Wiesen angebracht ist, läßt sich vom anatomischen Standpunkt aus nicht ohne weiteres entscheiden.

Auf keinen Fall darf man sich bei der Bearbeitung dieser klinischen Fragen auf die hier besprochenen Erklärungsversuche beschränken. Von großer Bedeutung sind ohne Zweifel reflektorische bzw. nervale Einflüsse auf das örtliche spinale Gefäßsystem, worauf die erwähnten Autoren in ihren Arbeiten auch hinweisen.

## B. Arterio-venöse Anastomosen

Das Vorkommen arterio-venöser Anastomosen im Zentralnervensystem und in den Hüllen desselben wird von Vastarini-Cresi (1903) abgelehnt. Nach Ecker (1853), Tedeschi (1890) und Pfeifer (1928) sind im Gehirn arterio-venöse Anastomosen vorhanden. Im Rückenmark konnte Kadyi (1886) keine nichtkapillaren unmittelbaren Verbindungen zwischen Arterien und Venen mit Sicherheit nachweisen. Er ist in seinen Ausführungen hierüber, wie auch Clara (1956) richtig bemerkt, sehr zurückhaltend. Die Dura mater dagegen weist nach Sucquet (1862), Michel (1872), Langer (1877) und Pfeifer (1930) direkte Verbindungen feiner arterieller Gefäße mit Venen auf, wodurch die Möglichkeit zur Derivation des Blutstromes gegeben ist. Auf die besonderen Gefäßverhältnisse in der Dura mater will ich hier nicht weiter eingehen. Nach Sucquet (1862), Duret (1874) und Wentsler (1936) lassen sich in der Pia mater keine direkten Verbindungen zwischen Arterien und Venen finden. Ältere Angaben von Schröder van der Kolk sowie die von Ecker (1853), Testut (1891) und Pfeifer (1928) sprechen für das Vorhandensein solcher Verbindungen in der Pia mater. Interessant sind auch die Beobachtungen von Kiss und Sattler (1954), die auf der konvexen Fläche des menschlichen Gehirns in der Pia arterio-venöse Anastomosen gefunden haben,

die so groß sein sollen, daß sie beinahe schon mit bloßem Auge zu erkennen sind. An dieser Stelle seien auch die arterio-venösen Anastomosen im Stromgebiet der A. radicularis magna erwähnt, da sie in die Pia mater des Rückenmarkes eingebettet sind. Sie wurden bisher in der Literatur noch nicht beschrieben.

Beim Nachweis der arterio-venösen Anastomosen mußte ich mich auf eine präparative Darstellung beschränken (s. Abb. 6), die auch zu den weiter unten besprochenen direkten Nachweismethoden gerechnet werden muß. Da ich bei meiner Arbeit nicht von vornherein arterio-venöse Anastomosen vermutete, hatte ich zur Zeit der Untersuchung das Material nicht in der für eine histologische Kontrolle geeigneten Weise vorbehandelt. Ich möchte aber darauf hinweisen, daß ich durch sorgfältiges Arbeiten unter dem Präpariermikroskop alle Täuschungsmöglichkeiten ausgeschaltet habe. Die arterio-venösen Anastomosen können in diesem Gebiet zwar leicht übersehen werden, da sie oft auf den ersten Blick Sulcusarterien vortäuschen, einmal erkannt, sind sie aber bei ihrer Größe (s. „Spezielle Befundbeschreibung“) deutlich zu erkennen.

### Spezielle Befundbeschreibung

#### Rückenmark Nr. I

Die Untersuchung ergab eine arterio-venöse Anastomose bei L<sub>5</sub> (Abb. 7). Ihr Abgang vom Ramus descendens der A. radicularis magna befand sich an der Grenze zwischen L<sub>5</sub> und S<sub>1</sub>. Sie hatte einen Durchmesser von etwa 0,18 mm und sah aus wie eine Arterie gleichen Kalibers. Die Angabe über das Aussehen gilt im wesentlichen für alle von mir gefundenen arterio-venösen Anastomosen.

#### Rückenmark Nr. II

Eine bei L<sub>2</sub> beobachtete arterio-venöse Anastomose ging nicht wie üblich vom Ramus descendens der A. radicularis magna ab, sondern von einem seiner rechten Rami anteriores. Abbildung 8 zeigt den kurzen, bogenförmigen Verlauf dieser arterio-venösen Anastomose. Ihr Durchmesser betrug etwa 0,15 mm. Zwei weitere arterio-venöse Anastomosen fand ich bei L<sub>5</sub>, deren Durchmesser etwa mit je 0,18 mm angegeben werden können. Ihre Anordnung erinnert an das Bild einer Strickleiter (Abb. 8), indem der absteigende Ast der A. radicularis magna mit der Vene in beiden Fällen brückenförmig verbunden wird.



## Rückenmark Nr. VII

Drei arterio-venöse Anastomosen bei  $L_3$  zeigten wieder eine strickleiterartige Anordnung (Abb. 6 und 9). Die stärkste der Anastomosen hatte einen Durchmesser von etwa 0,22 mm, die beiden anderen dagegen hatten je einen von etwa 0,13 mm.

Eine vierte arterio-venöse Anastomose lag bei  $D_9$ . Sie war die einzige auffindbare Anastomose, die oberhalb der A. radicularis magna vorkam. Ihren Abgang von einem linken Ramus anterior der ventralen Anastomosenkette zeigt Abb. 9. Durchmesser etwa 0,12 mm.

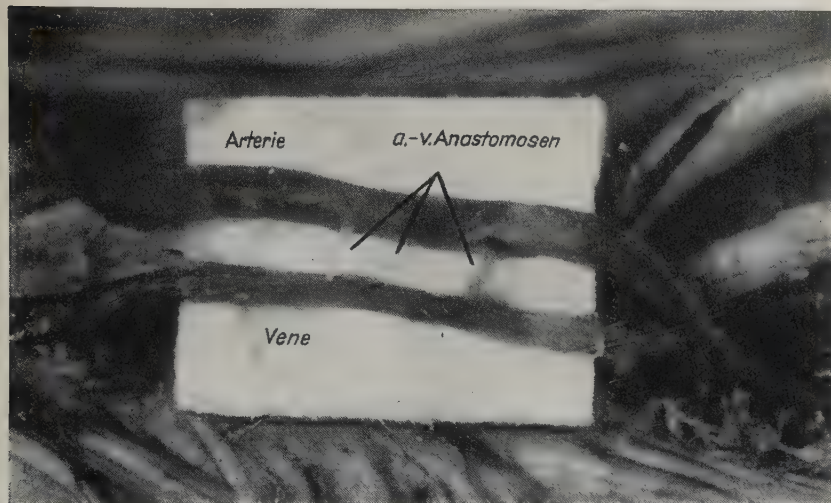


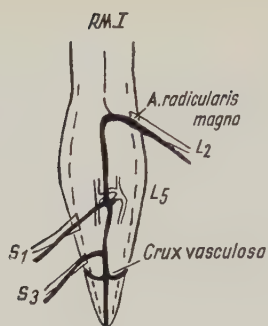
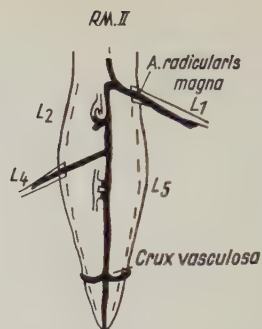
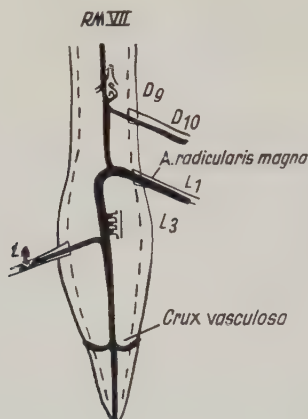
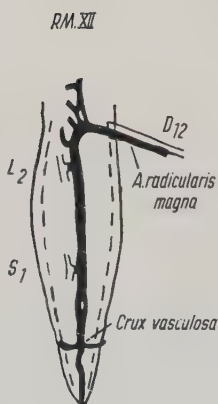
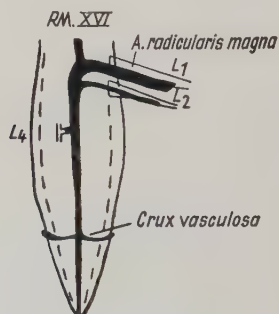
Abb. 6. Drei arterio-venöse Anastomosen bei  $L_3$  (8fache Vergr.)

## Rückenmark Nr. XII

Je eine arterio-venöse Anastomose bei  $L_2$  und  $S_1$  gingen in üblicher Weise vom Ramus descendens der A. radicularis magna ab und verbanden diesen in kurzem und geradem Verlauf mit der daneben gelegenen Vene (Abb. 10). Durchmesser je etwa 0,13 mm.

## Rückenmark Nr. XVI

An diesem Präparat war nur eine arterio-venöse Anastomose bei  $L_4$  zu finden (Abb. 11). Ihr Durchmesser betrug etwa 0,2 mm. Sie ging wieder direkt vom Ramus descendens der A. radicularis magna ab.

Abb. 7. Arterio-venöse Anastomose bei L<sub>5</sub>Abb. 8. Eine arterio-venöse Anastomose bei L<sub>2</sub>, zwei weitere bei L<sub>4</sub>Abb. 9. Eine arterio-venöse Anastomose bei D<sub>9</sub>, drei bei L<sub>3</sub>Abb. 10. Je eine arterio-venöse Anastomose bei L<sub>2</sub> und S<sub>1</sub>Abb. 11. Arterio-venöse Anastomose bei L<sub>4</sub>

### Ergebnisse und Diskussion

Auf Grund der heute noch unvollständigen Kenntnisse von den arterio-venösen Anastomosen ist es unmöglich, eine eindeutige Definition zu geben. Wir können dieselben nur beschreiben bzw. gegen andere Gefäßverbindungen abgrenzen. Die Abgrenzung gegen große direkte Verbindungen zwischen Arterien und Venen fällt nicht schwer, da diese sich in ihrer Genese, Morphologie und Funktion wesentlich von den eigentlichen arterio-venösen Anastomosen unterscheiden. Zu den großen Gefäßverbindungen gehören z. B. neben den arterio-venösen Fisteln und Aneurysmen auch die von Lealis-Lealis (1707), Winslow (1719–1721), Rocca-Rossetti und Ruggeri (1952) und anderen beschriebenen direkten Verbindungen, deren Entstehung wahrscheinlich pathologische Ursachen hat. Problematisch wird die Abgrenzung der arterio-venösen Anastomosen gegen die sogenannten kapillaren Kurzschlüsse. Staubesand (1955) führt in diesem Zusammenhang die funktionelle Kennzeichnung der arterio-venösen Anastomosen von Piiper und Schoedel (1954) an, die den fehlenden Stoffaustausch in diesen unmittelbaren Verbindungen zwischen Arterien und Venen als Charakteristikum herausstellen. Er folgert hieraus, daß diese Anschauung nichtkapillare derivatorische Gefäße voraussetzt. Staubesand wie auch Clara und andere rechnen so z. B. die von Jakoby (1920), Heimberger (1926, 1930), Spanner (1932) und Zweifach (1937, 1939 und 1949) angegebenen bevorzugt durchströmten Wege innerhalb des Kapillarnetzes, die sich von den echten Kapillaren durch eine besser entwickelte Adventitia unterscheiden, nicht zu den eigentlichen arterio-venösen Anastomosen. Sie wollen damit einerseits der Problematik der arterio-venösen Anastomosen gerecht werden und andererseits eine Grenze setzen. Ich möchte hierzu keine weiteren Ausführungen machen, da diese Frage nicht mehr im Bereich meiner Untersuchungen liegt.

In Übereinstimmung mit Staubesand (1955) und Clara (1956) möchte ich sagen:

Arterio-venöse Anastomosen sind regelmäßig vorhandene unmittelbare Verbindungen zwischen Arterien und Venen, die auf Grund der Fähigkeit, ihre Lichtung zu verändern, dem Blutstrom eine zeitweilige Umgehung der Kapillaren ermöglichen. Sie haben keinen Kapillarcharakter und sind als Sondereinrichtung für die Blutstromregulation in der Kreislaufperipherie anzusehen.



Die arterio-venösen Anastomosen stehen in erster Linie im Dienste nutritiver, druck- und wärmeregulatorischer Aufgaben.

Der Nachweis arterio-venöser Anastomosen ist, wie schon Vastarini-Cresi zu Beginn unseres Jahrhunderts hervorgehoben hat, auf direktem und indirektem Wege möglich. Die indirekten Methoden, zu denen u. a. auch das auf Vulpian (1875) zurückgehende Verfahren der intraarteriellen Injektion von Bärappsporen gehört, machen das Vorhandensein arterio-venöser Anastomosen nur wahrscheinlich und werden heute kaum noch angewandt. Sie sollen aus diesem Grunde nicht näher besprochen werden. Bei den direkten Methoden dagegen lassen sich durch Anwendung einfacher oder doppelter Gefäßinjektionen mit nachfolgender Präparation, Aufhellung oder Korrosion, durch radiographische Darstellung sowie durch histologische Untersuchung entsprechend behandelter Präparate die arterio-venösen Anastomosen unmittelbar sichtbar machen. Die exakteste Methode zum Nachweis arterio-venöser Anastomosen ist zweifellos die von Staubesand und Andres (1953) angegebene Auswertung von Schnittserien mit nachfolgender graphischer oder plastischer Rekonstruktion.

Die von mir gefundenen unmittelbaren Verbindungen zwischen Arterien und Venen im Stromgebiet der A. radicularis magna fallen unter den Begriff der arterio-venösen Anastomosen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie die Fähigkeit haben, ihre Lichtung zu verändern. Einschränkend muß gesagt werden, daß ich die arterio-venösen Anastomosen nicht an jedem Präparat nachweisen konnte, womit die Forderung nach einem regelmäßigen Auftreten der arterio-venösen Anastomosen leider nicht erfüllt wird. In diesem Zusammenhang sei aber darauf hingewiesen, daß sie sich an der von mir beschriebenen Stelle schwer auffinden lassen und somit leicht übersehen werden können. Keinesfalls halte ich diese Anastomosen für anatomische Kuriosa, die in ihrer Bedeutung mit den erwähnten großen Verbindungen (siehe oben) zu vergleichen wären. Ihr Einbau in das große radiculäre Stromgebiet berechtigt zu der Annahme derivatorischer Funktionen im Sinne einer Druckregulation, so daß auch bei unregelmäßigem Auftreten die Bezeichnung „Arterio-venöse Anastomosen“ gerechtfertigt wäre.

Die fehlende histologische Untersuchung läßt natürlich keine Aussagen über den Bau der Gefäßwand zu. Damit ist eine exakte Einordnung der von mir gefundenen arterio-venösen Anastomosen

in eines der bekannten Einteilungsschemata unmöglich. Dennoch möchte ich diese Anastomosen in Anlehnung an Staubesand als Brücken Anastomosen bezeichnen. Andererseits kann man mit Clara sagen, daß alle bisher bekannten Einteilungsversuche, auch bei vorliegenden histologischen Befunden, nicht ganz befriedigen.

Über die funktionelle Bedeutung der arterio-venösen Anastomosen s. Abschnitt C.

### C. Die Blutstromrichtung und ihre Bedeutung für den caudalen Rückenmarksabschnitt

Die Richtung des in den Längsanastomosenketten fließenden Blutes wird von einzelnen sich hierzu äußernden Autoren unterschiedlich angenommen.

Adamkiewicz (1882) schreibt, daß in der A. spin. ant. doppelt soviel einander entgegengesetzt gerichtete Partialströme fließen, wie seitliche arterielle Zuflüsse vorhanden sind. Hinzu komme noch der eine aus den Vertebralarterien hervorgehende Zufluß mit caudalwärts gerichtetem Partialstrom.

Bolton (1939) behauptet auf Grund von Injektionsversuchen, deren Ergebnisse nicht die Verhältnisse in vivo widerspiegeln können, daß der Blutstrom in der ganzen A. spin. ant. caudal gerichtet ist, in den postero-lateralen Arterienketten dagegen bis zum oberen Thorakalbereich cranial, wobei das Blut, von der A. spin. ant. kommend, über die Rami cruciantes den postero-lateralen Stämmen zugeführt wird. Im cranialen Abschnitt derselben fließt das Blut jedoch nach Bolton bis zum oberen Thorakalbereich in caudaler Richtung.

Die klinische Arbeit von Kalm (1953) enthält einen weiteren Standpunkt in dieser Hinsicht, wobei zu bemerken ist, daß Kalm nicht auf eigene anatomische Befunde zurückgreift, sondern alle diesbezüglichen Angaben der Literatur entnimmt. Er beschreibt für den caudalen Abschnitt der A. spin. ant. einen cranial gerichteten Blutstrom, für ihren cranialen Abschnitt einen caudal gerichteten. Die Grenze zwischen beiden Stromwegen soll bei D<sub>4</sub> liegen. (Es ist bei dieser Arbeit jedoch Zurückhaltung geboten, denn die in einer Abbildung dargestellten arteriellen Längsgefäße entsprechen in ihrer Anordnung eher dem Bild der venösen Längsanastomosen.)

Den eigenen Beobachtungen zufolge schließe ich mich bezüglich der Blutstromrichtung in den Arterienketten wie auch Noeske der Ansicht von Adamkiewicz an. Ich möchte aber ergänzend hinzufügen, daß das Blut wahrscheinlich auch dann im ganzen Ramus descendens der A. radicularis magna in caudaler Richtung fließt, wenn in seinen Verlauf noch eine oder zwei Vorderwurzelarterien eingeschaltet sind (Abb. 12). Es ist anzunehmen, daß das Blut, nachdem es über die Rami cruciantes in die postero-lateralen Stämme gelangt ist, hier zunächst für eine gewisse Strecke trotz einmündender hinterer Zuflüsse cranial gerichtet weiterfließt. Oberhalb dieses Stromweges sind dann Partialströme zu erwarten (Abb. 12). Damit erhalten die postero-lateralen Arterienketten im lumbo-sacralen Abschnitt einen doppelten Zufluß: einen direkten aus den Hinterwurzelarterien und einen indirekten aus dem Ramus descendens der A. radicularis magna durch Vermittlung der Rami cruciantes. Physiologischerweise wird jedes Organ nur mit der seinem wirklichen Bedarf entsprechenden Blutmenge versorgt; selbst die Coronarien werden diesem Grundsatz gemäß durchströmt. Der von den postero-lateralen Stämmen abhängige Versorgungsbereich (Hinterstränge, Hinterhörner mit Ausnahme ihrer Basis und ein Teil der Vorderseitenstränge) erhält aber in diesen Rückenmarksabschnitten auf Grund des doppelten Zuflusses wahrscheinlich eine Blutmenge, die die Bedarfsmenge bei weitem übertrifft. Diesen Eindruck gewinnt man, wenn man höher gelegene homologe Versorgungsgebiete des Rückenmarkes hinsichtlich ihrer Arterienversorgung mit dem hier zur Diskussion stehenden Gebiet vergleicht. Die Mehrversorgung würde jedoch bedeuten, daß hier die oben erwähnte Beziehung zwischen Blutbedarf und Blutangebot nicht gegeben ist. Es ist durchaus denkbar, daß dieses physiologische Prinzip der ökonomischen Blutverteilung an dieser Stelle zugunsten eines lokal wirksamen Kompensationsmechanismus in den Hintergrund getreten ist. Als Aktionsgebiet ließe sich das Stromgebiet der A. radicularis magna dem caudalen Abschnitt der postero-lateralen Längsanastomosen als Kompensationsgebiet gegenüberstellen. Denkt man z. B. an den großen Energiebedarf der motorischen Ursprungskerne in der Vordersäule der Intumescentia lumbalis bei plötzlicher Aktivitätssteigerung, so wird die Bedeutung einer solchen funktionellen Einrichtung klar. Worin sollte nun aber die Anpassung bzw. Kompensation bestehen? Man muß davon ausgehen, daß die A. radicularis magna normalerweise immer die



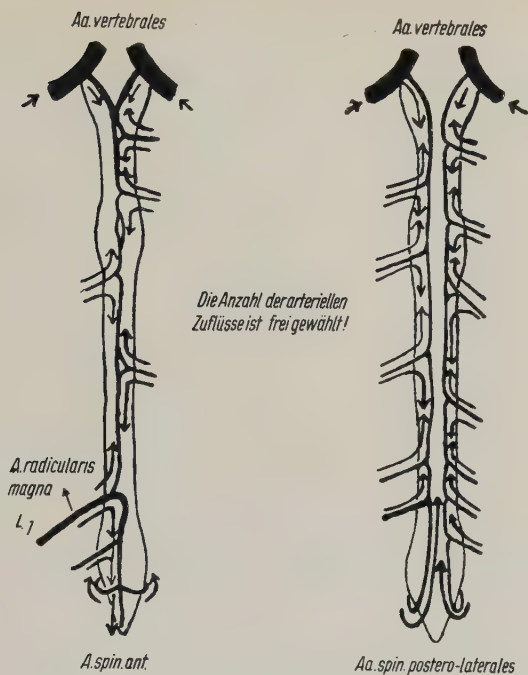


Abb. 12. Blutstromrichtung in den Hauptarterienketten

gleiche Blutmenge liefert. Im „Ruhezustand“ würde also das Blutangebot bedeutend größer sein, als es dem Bedarf der motorischen Ganglienzellen entspräche. Zur Entlastung dieses wichtigen Stromgebietes gelangt die überflüssige Blutmenge über die Rami cruciantes („arterio-arterielle Anastomosen“) in die postero-lateralen Stämme, deren Gesamtkapazität bei optimaler Durchblutung der eigenen Versorgungsgebiete auf diesen Ausgleich eingestellt ist. Im Falle einer Blutbedarfssteigerung im Bereich des großen radiculären Stromgebietes wird dann der Abfluß der vorher „überflüssigen“ Blutmenge in die genannten Längsgefäße im Sinne einer Vasokonstriktion an der Übergangsstelle verhindert. Die Strömungsrichtung des Blutes ist dann in den postero-lateralen Stämmen für die Zeit der Vasokonstriktion verändert. Die „Reserveblutmenge“ verteilt sich also jetzt zusätzlich auf das Stromgebiet der A. radicularis magna. Das Gesagte soll durch Abbildung 13 verdeutlicht werden.

Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß diese Ausführungen nur hypothetischen Charakter haben.

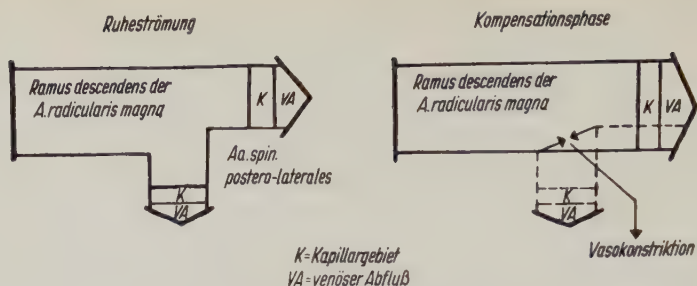


Abb. 13. Wirkungsweise des Kompensationsmechanismus

Bei einem Verschuß des Ramus descendens der A. radicularis magna müßte dieser Kompensationsmechanismus ausgeschaltet sein, was zu dem von Kalm geschilderten klinischen Bild führen könnte (s. Hinweis unter III, A, Ergebnisse und Diskussion). Zu dieser neurologischen Symptomatik gehört vor allem eine plötzlich auftretende schlaffe Lähmung der Beine!

Hämodynamische Wirkungsmöglichkeiten im Sinne der Druckregulation lassen sich für die von mir im Stromgebiet der A. radicularis magna gefundenen arterio-venösen Anastomosen denken. Sie dürften bei Druckschwankungen während der Kompensationsvorgänge ausgleichend wirken, so daß sich der erforderliche Druck immer schnell einspielt. Die arterio-venösen Anastomosen würden dann gemeinsam mit den Rami cruciantes (arterio-arterielle Anastomosen) ein kombiniertes Regelsystem bilden.

So betrachtet, ergäbe sich für das Gefäßsystem des caudalen Rückenmarksabschnittes eine funktionelle Sonderstellung, deren Bestehen den morphologischen Befunden entsprechend angenommen werden kann. Die Frage, warum gerade der caudale Abschnitt des menschlichen Rückenmarks über derartige Sondereinrichtungen verfüge, ist schwer zu beantworten. Durch seine Beziehung zu den unteren Extremitäten ist die Möglichkeit gegeben, die besondere Ausbildung des spinalen Gefäßsystems in diesem Bereich mit dem aufrechten Gang des Menschen in Zusammenhang zu bringen.

#### IV. Zusammenfassung

Der caudale Rückenmarksabschnitt ist durch das Stromgebiet der A. radicularis magna gekennzeichnet. Am häufigsten bei L<sub>1</sub> und D<sub>10</sub> an das Rückenmark herantretend, imponiert die größte

aller Vorderwurzelarterien vor allem durch ihren starken absteigenden Ast, den caudalen Anteil der A. spin. ant. Dieser wendet sich nach kurzem, bogenförmigem Verlauf der Fissura mediana ventralis zu und zieht sich vor dieser bis zum Conus medullaris hin. Hier setzt sich der absteigende Ast auf das Filum terminale fort. Im Sacralbereich verbinden die Rami cruciantes den Ramus descendens der A. radicularis magna mit den postero-lateralen Längsanastomosenketten. Die von mir beschriebenen arterio-venösen Anastomosen im Stromgebiet der A. radicularis magna, die wahrscheinlich druckregulatorische Aufgaben haben, waren am häufigsten im Lumbalbereich zu beobachten. Bemerkenswert ist das vereinzelte Vorkommen vorderer arterieller Zuflüsse unterhalb der A. radicularis magna, wodurch dem Ramus descendens zusätzlich Blut zugeführt wird.

Die Ergebnisse berechtigen zu der Annahme, daß das Arteriensystem des caudalen Rückenmarksabschnittes nicht nur eine morphologische, sondern auch eine funktionelle Sonderstellung einnimmt.

## V. Schrifttum

Adamkiewicz, A.: Die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarkes. Berichte der Kaiserlichen Akademie zu Wien. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Band 84 (1882) 469. — Bartsch, W.: Frühstadien der spinalen Mangeldurchblutung. Der Nervenarzt 25 (1954) 481. — Bolton, B.: The Blood Supply of the Human Spinal Cord. Journal of Neurology and Psychiatry 2 (1939) 137. — Clara, M.: Die arterio-venösen Anastomosen. Zweite Auflage, Springer-Verlag, Wien, 1956. — Duret, H.: Recherches anatomiques sur la circulation de l'encéphale. Arch. Phys. norm. et path 6 (1874) 919. — Ecker, A.: Dissertatio anatomica inauguralis de cerebri et medullae spinalis systemate vasorum capillari, statu sano et morbo. 1853. — Heimberger, H.: Zschr. exper. Med. 49 (1926) 411. Zschr. Kreisl.-Forsch. 22 (1930) 313 (zit. nach Staubesand). — Hofmann, M.: Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. Zschr. Morph. Anthropol. 2 (1900) 247. — Jakoby, W.: Beobachtungen am peripheren Gefäßapparat unter lokaler Beeinflussung desselben durch pharmakologische Agentien. Arch. exper. Path. (D) 86 (1920) 49. — Kadyi, H.: Über die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarkes. Lemberg 1886. — Kalm, H.: Über Entstehung und Lokalisation der Querschnittslähmung. Dtsch. Zschr. Nervenheilk. 170 (1953) 261. — Kiss, F., und J. Sattler: Morphological data concerning the structure of cerebral vessels. Acta morphol. Acad. Sci. Hung. 4 (1954) 255. — Langer, C.: Über die Blutgefäße der Knochen des Schädeldaches und der harten Hirnhaut. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 37 (1877). — Lealis-Lealis: De partibus semen confic. Leyden 1707 (zit. nach Vastarini-Cresi). — Mettler, F. A.:



Neuroanatomy. St. Louis 1948. — Michel, J.: Zur näheren Kenntnis der Blut- und Lymphbahnen der Dura mater cerebialis. Ber. Verh. Sächs. Akad. Wiss. **24** (1872). — Noeske, K.: Über die arterielle Versorgung des menschlichen Rückenmarks Bd. **99** H. 3 (1958) 455—497. — Pfeifer, R. A.: Die Angioarchitektonik der Großhirnrinde. Berlin 1928. — Pfeifer, R. A.: Grundlegende Untersuchungen für die Angioarchitektonik des menschlichen Gehirns. Berlin 1930. — Piiper, J., und W. Schoedel: Untersuchungen über die Durchblutung der arterio-venösen Anastomosen in der hinteren Extremität des Hundes mit Hilfe von Kugeln verschiedener Größe. Pflügers Arch. Physiol. **258** 489 (1954). — Rocca-Rossetti, S., und E. Ruggeri: Analisi morfostutturale di un vaso anastomotico tra arteria e vena ascellare in concomitanza di una interessante variazione vascolare. Ric. morfol. **20—21** (1952) 1. — Schneider, M.: Kreislauf und Gehirn. Heidelberg 1951. — Schröder van der Kolk, J. L. C. (zit. nach Clara). — Spanner, R.: Neue Befunde über die Blutwege der Darmwand und ihre funktionelle Bedeutung. Morph. Jb. **69** (1932) 394. — Spanner, R.: Zur Anatomie der arterio-venösen Anastomosen. Verh. dtsch. Ges. Kreisl.forsch. **18** (1952) 257. — Staube-sand, J.: Zur Morphologie der arterio-venösen Anastomosen. Kapillaren und Interstitium. Stuttgart: G. Thieme. 1955. — Staubesand, J., und K. H. Andres: Graphische Rekonstruktion zur räumlichen Darstellung präterminaler Gefäße und intravasaler Besonderheiten. Mikroskopie **8** (1953) 111. — Suequet, J. P.: D'une circulation dérivative dans les membres et dans la tête chez l'homme. Paris: A. Delahaye. 1862. — Suh, T. H., und Leo Alexander: Vascular System of the Human spinal Cord. Arch. of Neurol. and Psych. **41** (1939) 659. — Tedeschi, A.: Contributo allo studio della circolazione cerebrale. Atti Accad. med.-chir. Perugia **2** (1890) 209. — Testut, L. (zit. nach Clara). — Vastarini-Cresi, G.: Comunicazioni dirette tra le arterie e le vene (anastomosi artero-venose). Nota prelim. Monit. zool. ital. **13** (1902) 136. — Vastarini-Cresi, G.: Le anastomosi artero-venose nell'uomo e nei mammiferi. Studio anatomo-istologico. Neapel 1903. — Vulpian, A. (zit. nach Clara). — Wentsler, N. E.: Microscopic study of the superficial cerebral vessels of the rabbit by means of a permanently installed transparant cranial chamber. Anat. Rec. **66** (1936) 423. — Winslow, J. B. (zit. nach Clara). — Zillinger, G.: Wenig bekannte Besonderheiten über die spinale arterielle Blutversorgung — Hinweise auf ihre klinische Bedeutung. Neuralmedizin **4** (1955) 203. — Zülch, K. J.: Neue Befunde und Deutungen aus der Gefäßpathologie des Hirns und Rückenmarks. Zbl. allg. Path. **90** (1953) 402. — Zülch, K. J.: Mangel-durchblutung an der Grenzzone zweier Gefäßgebiete als Ursache bisher ungeklärter Rückenmarksschädigungen. Dtsch. Zschr. Nervenhk. **172** (1954) 81. — Zweifach, B. W.: The structure and reactions of the small blood vessels in amphibia. Amer. J. Anat. **60** (1937) 473. — Zweifach, B. W.: The character and distribution of the blood capillaries. Anat. Rec. **74** (1939) 475. — Zweifach, B. W.: Basis mechanism in peripheral vascular homeostasis. Third Conf. on Factors veg. Blood Pressure. New York: Macy. 1949.

## **Über die arterielle Versorgung des menschlichen Rückenmarkes<sup>1</sup>**

Von

**K. Noeske**

Mit 16 Abbildungen und 4 Tabellen

(Eingegangen am 8. August 1957)

### **Inhaltsübersicht**

A. Einleitung und Problemstellung .....	456
B. Material und Methode .....	458
C. Befunde .....	463
D. Systematischer Überblick über die Arterienversorgung des menschlichen Rückenmarkes .....	471
1. Die Quellgebiete der Rückenmarksarterien .....	471
2. Die Verzweigung der Rami spinales und eine kurze Darstellung der Blutversorgung der Wirbelsäule .....	476
3. Die A. nervomedullaris und ihre Zweige.....	478
4. Die drei großen Längsanastomosen.....	484
5. Die kleinen Längsanastomosen und die Querverbindungen an der Rückenmarksoberfläche .....	487
6. Kurze Darstellung der mikroskopischen Gefäßverhältnisse in der Rückenmarkssubstanz .....	489
7. Zum Problem der Blutstromrichtung in den großen Längsgefäßen	490
E. Zusammenfassung und Schluß .....	492
F. Schrifttum .....	496

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

## A. Einleitung und Problemstellung

Eine sinnvolle Erforschung des menschlichen und tierischen Gefäßsystemes war erst seit dem Anfang des 17. Jahrhunderts mit der Entdeckung des Blutkreislaufes durch William Harvey möglich geworden. Die ersten Untersuchungen an Gefäßen, die mit Wachs injiziert waren, wurden nach den Ausführungen Hyrtls (1873) von dem holländischen Anatomen J. Swammerdam (1637–1680) durchgeführt. Es ist mir nicht möglich gewesen, Quellen darüber zu finden, welcher Anatom als erster die Gefäße des Rückenmarkes untersucht und beschrieben hat. Die ältesten mir bekannten Angaben fanden sich in der „Neurografia universalis“ von Vieussens aus dem Jahre 1690. Sie entwerfen aber bereits ein solch geschlossenes Bild, daß man mit einiger Wahrscheinlichkeit ältere Arbeiten vermuten darf. Aus den Abbildungen der „Neurografia universalis“ geht besonders hervor, daß die Befunde den ästhetischen Idealvorstellungen der Untersucher weitgehend angepaßt und zu geometrischen Konstruktionen großzügig ergänzt worden sind. Ein derart unwissenschaftliches Vorgehen führt gerade auf diesem Gebiet leider heute noch zu einer falschen Vorstellung von den oberflächlichen Arterien des Rückenmarkes. Wenn z. B. Kadyi (1886) oder einige jüngere Autoren (Mettler, 1948; Zülch, 1954) am Rückenmarksquerschnitt neun Längsgefäße skizzieren, wird man verständlicherweise zu der falschen Annahme verleitet, daß sie sich am ganzen Rückenmark hinziehen. Wie es sich damit im einzelnen verhält, wird noch zu erörtern sein.

In den „Elementa physiologiae corporis humani“ des Anatomen Albrecht v. Haller (1762) finden sich recht genaue Beschreibungen der größeren Gefäße. Dieses Werk bringt zum ersten Mal die großzügige Darstellung der Arterienversorgung des Rückenmarkes, indem drei große Längsstämme aufgeführt werden, wie es auch in den modernen anatomischen Lehrbüchern noch üblich ist, z. B. Rauber-Kopsch, Benninghoff, Sieglbauer u. a. Das größte von den drei Längsgefäßen muß nach v. Haller am längsten bekannt gewesen sein. Er berichtet, daß es von Avicenna (980 bis 1038) und den meisten älteren Anatomen für einen das Rückenmark begleitenden Nerven gehalten worden sei.

Die Darstellung der Rückenmarksarterien durch v. Haller begründete die alte Auffassung vom Arteriensystem dieses Organes, daß nämlich die drei von den Aa. vertebrales kommenden Längs-



stämme einheitliche Arterien seien, denen durch seitliche Zuflüsse, die im günstigsten Falle durch jedes Zwischenwirbelloch in den Wirbelkanal eintreten können, weiteres Blut zugeführt wird. Dieser Auffassung schloß sich die Mehrzahl der Anatomen des 19. Jahrhunderts an (Henle, Cruveilhier, Testut u. a.). Die heute gültige Auffassung geht auf die umfassenden Untersuchungen von Adamkiewicz (1882) und Kadyi (1886) zurück. Danach sind die Längsgefäße an der Rückenmarksoberfläche als Anastomosettenketten anzusehen, die von den auf- bzw. absteigenden Ästen der nicht in jedem Segment von lateral an das Rückenmark herantretenden Zuflüsse gebildet werden und mit den Aa. vertebrales in Verbindung stehen. Durch seine gründlichen Untersuchungen hat Kadyi (1886) ein Standardwerk geschaffen, das noch heute unübertroffen ist und in dem wie auch in der Arbeit Adamkiewiczs (1882) die Arterien und Venen an der Oberfläche und in der Substanz des Rückenmarkes mit großer Genauigkeit abgehandelt werden.

1900 veröffentlichte Hofmann seine Untersuchungen „Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten“, mit denen er bei den Selachiern beginnend alle wichtigen Wirbeltiergruppen erfaßte und durch Berücksichtigung der Entwicklungsvorgänge in der untersuchten Tierreihe die entwicklungsgeschichtlichen Theorien Kadyis (1886) stützt. Nach seinen Angaben scheint sich bei den Vögeln der Zustand erhalten zu haben, in dem mit jedem Spinalnerven eine A. nervomedullaris das Rückenmark erreicht.

Die drei zuletzt erwähnten Veröffentlichungen sind die wichtigsten, rein theoretischen Arbeiten auf diesem Gebiet. Alle später erschienenen Beiträge gehen unter mehr klinischen Gesichtspunkten an die Problematik der Arterienversorgung des Rückenmarkes heran. So untersuchte Tanon (1908) durch Injektion einzelner Gefäße, die von lateral das Blut zuführen (Aa. intercostales, Aa. lumbales), die Verteilungsgebiete solcher Zuflüsse.

1939 veröffentlichten amerikanische Forscher zwei Arbeiten, die nur kurz erwähnt zu werden brauchen. Bolton versuchte durch Injektionen der Arterien des Rückenmarkes Aufschluß über die Richtung des Blutstromes zu erhalten. Dabei kam er zu recht abwegigen Ergebnissen. Suh und Alexander brachten eine neue Klassifikation der Rückenmarksarterien und veröffentlichten sehr genaue Kalibermessungen. Diese beiden Arbeiten geben außerdem

einen zusammenfassenden Überblick über die Gefäßversorgung des Rückenmarkes. Einen ähnlichen summarischen Abriß über die allgemeinen Gefäßverhältnisse bringt Mettlers Handbuch „Neuroanatomy“ (1948).

Zwei russische Autoren können leider nur namentlich aufgezählt werden, da ihre Arbeiten nicht erreichbar waren (Anseroff, Trostanetzky).

In den letzten Jahren sind von klinischer Seite (Bartsch, Kalm, Zillinger, Zülch u. a.) verschiedene Krankheitsbilder auf ihre Beziehungen zur Blutversorgung des Rückenmarkes hin untersucht und diskutiert worden. Diese Arbeiten zeigen aber, daß trotz der fundamentalen Untersuchungen durch Adamkiewicz (1882) und Kadyi (1886) noch zahlreiche Unklarheiten und ungenaue Vorstellungen auf diesem Gebiete bestehen. Das ist zum Teil dadurch begründet, daß die beiden erwähnten Arbeiten sowie auch spätere Veröffentlichungen kaum mit Abbildungen ausgestattet sind, wodurch das Verständnis umfangreicher und zuweilen auch umständlicher Texte stark erschwert wird, zumal wenn die Anschauung an eigenen Untersuchungsobjekten fehlt. Es wird daher als lohnende Aufgabe angesehen, die über die Arterienversorgung des Rückenmarkes bisher bekannt gewordenen Tatsachen zu prüfen, diese wie auch eigene Ergebnisse in übersichtlicher und verständlicher Form zusammenzustellen und durch Abbildungen zur Klärung der Vorstellungen auf diesem wichtigen Gebiete beizutragen.

Wegen der verwirrenden Unterschiede in der Nomenklatur bei den einzelnen erwähnten Autoren werden hier in einer Übersicht die verschiedenen Bezeichnungen zusammengestellt und durch Kursivdruck diejenigen hervorgehoben, die für die allgemeine Anwendung empfohlen werden können (s. nachstehende Tabelle).

## B. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an 17 Rückenmarken angestellt, die nicht nach besonderen Gesichtspunkten aus einem Sektionsgut ausgewählt wurden, bei dem die Todesursachen im wesentlichen in Herz- und Kreislaufversagen, Embolien und Herzinfarkten, Hirngefäßprozessen, malignen Tumoren, einer Peritonitis, einer Pankreasnekrose und einer Tablettenvergiftung bestanden. Das Alter dieser Fälle schwankte zwischen 33 und 89 Jahren. Auf das 4. bis 6. Lebensjahrzehnt entfielen drei, auf das 7. fünf, auf das 8. vier und auf das 9. fünf Fälle.

Adamkiewicz	Kadyi	Angelsächsisches Nomenklatur	Haller und die heute üblichen Lehrbücher	Sonstiges
Aa. intercostales et lumbales				
A. spinalis	<i>Ramus spinalis</i>	Lateral spinal artery	<i>Ramus spinalis</i>	—
—	—	—	Ramulus ventralis	<i>Ramus anterior canalis spinalis</i>
—	<i>A. nervo-medullaris</i>	—	Ramulus medius	A. nervi spinalis
—	—	—	Ramulus dorsalis (nach Rauber-Kopsch)	<i>Ramus posterior canalis spinalis</i> (nach Forssmann)
A. spinalis anterior	A. radicalis ant. medullae spinalis	Ventral radicular artery	—	<i>A. radicularis ant.</i> = Vorderwurzelart.
A. spinalis posterior	A. radicalis post. medullae spinalis	Dorsal radicular artery	—	<i>A. radicularis post.</i> = Hinterwurzelart.
Spezialfall: A. magna spinalis	A. radicalis magna	—	—	<i>A. radicularis magna</i>
Anastomosis spinalis antica	Tractus arteriosus ant. medullae spinalis	Anterior spinal artery	<i>A. spinalis anterior</i>	—
—	Tractus arteriosus antero-lat. medullae spinalis	Antero-lateral spinal artery	<i>A. spinalis antero-lateralis</i>	—
Anastomosis interradicina	Tractus arteriosus lat. medullae spinalis	Lateral spinal artery	<i>A. spinalis lateralis</i>	—
Anastomosis spinalis lateralis	Tractus arteriosus postero-lateralis medullae spinalis	Postero-lateral spinal artery	<i>A. spinalis postero-lateralis</i>	—
Anastomosis spinalis postica	Tractus arteriosus post. medullae spinalis	Posterior spinal artery	<i>A. spinalis posterior</i>	—
<i>A. sulci</i>	A. centralis	Sulcal artery	—	—

## Anmerkungen:

Die Bezeichnungen der verschiedenen Gefäßabschnitte sind in dieser Aufstellung untereinander entsprechend ihrer Aufzweigung angeordnet.

Für die Arterien, die die Nervenwurzeln begleitend zum Rückenmark gelangen, wurde der Name „A. radicularis“ gewählt, der, aus der angelsächsischen Nomenklatur stammend, auch schon in das deutsche Schrifttum Eingang gefunden hat, während die Bezeichnung **Kadyi**: „A. radicalis“ zu sehr an einen Ausdruck des allgemeinen Wortschatzes erinnert und darum nicht geeignet erscheint. Die Bezeichnung **Adamkiewicz**: „A. spinalis“ konnte auch nicht übernommen werden, da sie für die Längsanastomosetten vorbehalten werden mußte, deren bessere aber umständlichere Namen, die **Adamkiewicz** („Anastomosis“) und **Kadyi** („Tractus arteriosus“) vorschlugen, durch einfachere umgangen werden mußten, wie sie seit **v. Haller** gebraucht wurden, nämlich durch den Terminus: „A. spinalis“.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß die angelsächsischen Nomenklatur den gleichen Ausdruck: „Lateral spinal artery“ für zwei verschiedene Gefäße verwendet.



Die ohnehin sehr schwierige Materialbeschaffung wurde noch dadurch erschwert, daß sich die Durchführung der Injektion dem Arbeitsgang und den besonderen Interessen des pathologischen Betriebes anzupassen hatte. Die im folgenden genannten Gefäße wurden nach dem Abpräparieren der Haut längs des Löschkeschen Kragenschnittes freigelegt und ligiert, um unnötige Füllungen benachbarter Gefäßgebiete zu vermeiden:

- die Aa. carotides communes kaudal von ihrer Teilungsstelle,
- die Aa. carotides internae,
- die Trunci thyreocervicales et costocervicales,
- die Aa. subclaviae proximal und distal von den Abgangsstellen der Halsgefäße und
- die A. vertebralis sinistra.

Durch die A. vertebralis dextra wurde injiziert, weil sich die technische Durchführung hier weniger schwierig gestaltete als durch die linke Wirbelarterie (s. auch Bolton, 1939). Es war weiterhin zu bedenken, daß nach Kadyi (1886) in acht von elf Fällen der rechte Gabelast der A. spinalis anterior mächtiger war als der linke, wohingegen nach Duret (1873) das Kaliber des linken überwiegen soll (vgl. Abb. 1).

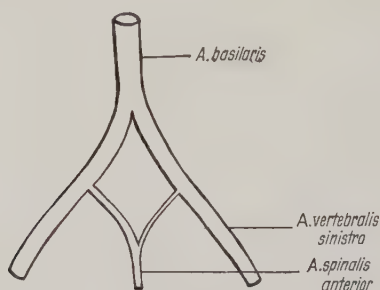


Abb. 1. Schematische Darstellung der Entstehung der A. spinalis anterior aus je einem Ast der Aa. vertebrales, von denen der rechte häufiger das größere Kaliber besitzt

Die ersten elf Injektionspräparate wurden mit der Janetschen Glasspritze, die restlichen sechs mit einer Druckspritze nach Hochstetter angefertigt. Ein deutlicher Unterschied zwischen beiden Injektionsverfahren ließ sich nicht nachweisen.

Als Injektionsmasse diente die Pansch-Masse, ein mit Zinnober gefärbter und mit 96%igem Alkohol dünnflüssig gemachter Weizenmehlbrei, dem etwas Kolophonium zugesetzt wurde. Für die Kaliber der oberflächlichen Rückenmarksgefäße eignete sich diese Masse recht gut. Zur Injektion eines Rückenmarkes wurden durchschnittlich 100 ccm der Masse verbraucht.

Bei der Entnahme der Wirbelsäule war es leider nur in der Hälfte der Fälle möglich, den Halsabschnitt zu erhalten. Nach der Fixation des Materials in Formalin wurde der Wirbelkanal durch Entfernen der Dornfortsätze und der anhängenden Teile des Wirbelbogens von dorsal freigelegt und die Dura mater entfernt<sup>1</sup>. An den freigelegten Rückenmarken zeigte es sich, daß die Gefäße nicht in allen Fällen mit der Injektionsmasse optimal gefüllt waren. Ein Vergleich mit den betreffenden Angaben der verschiedenen Autoren, die dieses Gebiet bearbeiteten, ließ erkennen, daß die recht erheblichen technischen Schwierigkeiten auf sehr unterschiedliche Weise und auch nicht immer erfolgreich angegangen worden sind.

Für Nachuntersucher seien an dieser Stelle die Angaben einzelner Autoren, soweit sie sich auf die Injektionstechnik beziehen, und auch die eigenen Erfahrungen (Roll und Noeske) kurz zusammengestellt. Es lassen sich zwei Gruppen von Forschern unterscheiden, von denen die einen die Injektion von einer einzigen Stelle vorzunehmen versuchten und die anderen die Farbmasse an einem oder verschiedenen Rückenmarken von unterschiedlichen Stellen aus injizierten.

Zu dieser zweiten Gruppe gehört Adamkiewicz (1882), der am isolierten Rückenmark die größeren Gefäße zur Injektion benutzte und so das Arteriensystem unter der Sicht des Auges gebietweise füllen konnte. Mit welchem Erfolg er diese Technik ausführte, ist nicht mitgeteilt worden, doch läßt sich denken, daß bei diesem Vorgehen nach der Art eines Mosaiks zwischen den einzelnen Teilgebieten nicht gefüllte Lücken geblieben sind. Er gibt lediglich an, daß die Fläche des mittleren Brustmarkes etwa von D<sub>4</sub> bis D<sub>7</sub> schwer und nur ausnahmsweise zugänglich sei.

<sup>1</sup> Die auf diese Weise gewonnenen Präparate liegen auch den Untersuchungen Rolls zugrunde.

<sup>2</sup> Herrn Prosektor Dr. med. Wagner (Behring-Krankenhaus, Berlin-Zehlendorf) danke ich für sein freundliches Entgegenkommen, das mir die Beschaffung von Untersuchungsmaterial aus seinem Institut ermöglichte.

Tanon (1908) injizierte von einzelnen und mehreren Interkostal- und Lumbalarterien aus das noch in situ befindliche Rückenmark. Er stellte an seinen Präparaten dann Beobachtungen an, welche Abschnitte des Arteriensystems von den jeweiligen äußeren Zuflüssen gespeist werden könnten. Hieraus wird klar, daß durch die Injektion einiger weniger Seitenzuflüsse eine optimale Füllung nicht zu erzielen ist.

Diese Tatsache wird durch die Untersuchungen Boltons (1939) bestätigt, der aus dem Verhalten der Injektionsmasse, die er in bestimmte Interkostalarterien, in Vertebral- und Basilararterie und in die A. spinalis anterior hineingab, auf die Richtung des Blutstroms schließen wollte. Auch er konnte von den einzelnen Injektionsstellen aus nur begrenzte Teile des Arteriensystems des Rückenmarkes füllen.

Es sollen jetzt die Untersuchungen besprochen werden, bei denen die Injektionen von einer einzigen Stelle aus vorgenommen wurden. Kadyi (1886) ging vom isolierten Rückenmark aus, an dem er alle Nervenwurzeln mit den darin verlaufenden Gefäßen ligierte, und das er von der Vertebralarterie aus injizierte. Über die Erfolge bei dieser Methode machte er keine Angaben. Es ist aber fraglich, ob Kadyi (1886) auf diese Weise eine allgemeine Füllung erreichen konnte; denn selbst wenn das Arteriensystem des Rückenmarkes nicht durchspült wird, ist dort trotzdem eine gewisse Flüssigkeitsmenge zu finden, die, wenn ihr jede Abflußmöglichkeit genommen ist, eine allseitige Füllung verhindern würde.

Suh und Alexander (1939) injizierten am isolierten Rückenmark von der A. spinalis anterior des Sakralbereichs aus. Sie erhielten eine ausreichende Füllung im Sakral-, Lumbal- und Thorakalbereich.

Die von Roll und Noeske durchgeführten Injektionen befriedigten ebenfalls nicht. Möglicherweise läßt sich die optimale Füllung der Rückenmarksgefäße überhaupt nur dann erreichen, wenn man alle Zuflüsse (Aa. vertebrales, Aa. intercostales, Aa. lumbales) zur Injektion benutzt, was sich aber nur unter den günstigsten Arbeitsbedingungen verwirklichen läßt. Es kommt aber in erster Linie nicht auf die Herstellung von Musterpräparaten an, sondern die exakte Materialauswertung muß im Vordergrund stehen.



Aus diesem Grunde sowie zur genaueren Beurteilung der feineren Gefäßverhältnisse, die mit dem bloßen Auge nicht ausreichend verfolgt werden können, wurde ein Präpariermikroskop mit einer 30fachen Vergrößerung zu Hilfe genommen. Zunächst war aber die störende Arachnoidea vorsichtig zu entfernen. Danach konnte das vordere Längsgefäß stets mühelos mit dem bloßen Auge erkannt und die weitere Untersuchung mit dem Präpariermikroskop vorgenommen werden.

Die beobachteten Einzelheiten wurden in Zeichnungen festgehalten. Die Schwarzweißphotographie erwies sich als ungeeignet, weil die die Arterien füllende rote Farbmasse einen ungenügenden Kontrast zur blassen Eigenfarbe des Rückenmarkes bildete.

Von einer genauen Bestimmung des Gefäßdurchmessers der verschiedenen Arterien ist aus mehreren Gründen abgesehen worden. Ein Gefäß hat kein konstantes Kaliber, so daß eine Messung nur einen besonderen erstarrten Funktionszustand berücksichtigen würde. Außerdem hat man bei Injektionen mit einer Gefäßerweiterung zu rechnen, da die feinen Gefäßwände an der Leiche eine größere Nachgiebigkeit gegenüber dem Injektionsdruck aufweisen. Wenn Suh und Alexander (1939) die Gefäßweiten auf  $\frac{1}{1000}$  mm genau ermittelten, so ist diese Gründlichkeit zwar anzuerkennen, jedoch müssen solche Angaben eine vorsichtige Bewertung erfahren. Es dürften daher folgende Werte genügen (nach Suh und Alexander, 1939), nach denen die A. spinalis anterior an den einzelnen Rückenmarksabschnitten in ihrer Weite ungefähr zwischen 0,3 und 1,0 mm schwanken kann.

### C. Befunde

In diesem Teil sollen nur die bemerkenswertesten Beobachtungen aufgeführt werden, die an den 17 Rückenmarken gemacht wurden. Um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, wird hier auf die Beschreibung von solchen Einzelheiten verzichtet (feinste Gefäßverzweigungen, unbedeutende Krümmungen im Arterienverlauf, Arterien der Seiten- und Hinterfläche des Rückenmarkes), die im systematischen Abschnitt genauer berücksichtigt werden.

Es ist bereits im Abschnitt über „Material und Methode“ darauf hingewiesen worden, daß mit Rücksicht auf die Erfordernisse des pathologischen Institutes nicht in jedem Falle das gesamte Rückenmark gewonnen werden konnte. Auf diesen Umstand beziehen sich

die im folgenden bei jedem Rückenmark besonders aufgeführten Segmentangaben. Aus dem gleichen Grunde werden bei der Auswertung der Befunde die 17 Rückenmarke in zwei Gruppen eingeteilt: Nr. I—VIII und X ohne Cervicalmark, Nr. IX und XI bis XVII mit diesem.

Ganz allgemein fand man die A. spinalis anterior auch in nicht injiziertem Zustand als deutlich wahrnehmbares Gefäß, das ununterbrochen am gesamten Rückenmark längs der Fissura mediana anterior bis zum Filum terminale mehr oder weniger geschlängelt herabließ. Bei der Besprechung der einzelnen Rückenmarke sollen hauptsächlich die seitlichen Zuflüsse, der Verlauf und das Kaliber des vorderen Längsgefäßes, der A. spinalis anterior, berücksichtigt werden, weil es als die Hauptversorgungsarterie die größte praktische Bedeutung besitzt.

#### Rückenmark Nr. I (D<sub>5</sub>—Co)

An diesem Rückenmark zog sich die A. spinalis anterior in verhältnismäßig geradem Verlauf hin, in den bei D<sub>8</sub> eine Insel eingeschaltet war (der Begriff der Insel wird im 4. Abschnitt des systematischen Überblickes über die Arterienversorgung des Rückenmarkes genauer dargestellt). Drei weitere Inseln wurden dadurch gebildet, daß drei Vorderwurzelarterien (Aa. radicales anteriores) vor ihrer Einmündung in das vordere Längsgefäß sich gabelten. Sie konnten den Segmenten D<sub>6</sub>, L<sub>1</sub> und L<sub>2</sub> zugeordnet werden. Insgesamt traten sieben Vorderwurzelarterien an die A. spinalis anterior heran: rechts bei D<sub>6</sub>, D<sub>9</sub>, D<sub>11</sub>, S<sub>1</sub>, S<sub>3</sub>; links bei L<sub>1</sub> und L<sub>2</sub>. Das Kaliber der A. spinalis anterior war im Brustabschnitt mittelstark. Unterhalb des Zuflusses bei L<sub>2</sub> wurde das Gefäß sehr weit, um sich zum Filum terminale hin allmählich zu verzweigen. Die Beobachtung, daß unterhalb eines starken Zuflusses im kaudalen Rückenmarksabschnitt die A. spinalis anterior eine besondere Stärke erreicht, konnte in jedem Falle gemacht werden.

#### Rückenmark Nr. II (D<sub>3</sub>—Co)

Dieses Rückenmark wies vier seitliche Zuflüsse auf: rechts bei D<sub>5</sub> und L<sub>4</sub>; links bei D<sub>11</sub> und L<sub>1</sub>. Sie beeinflussten das Kaliber der A. spinalis anterior dergestalt, daß jeweils bei D<sub>5</sub> und L<sub>1</sub> eine nach kaudal wieder abnehmende Erweiterung geschaffen wurde. Kaudal vom Zufluß bei L<sub>1</sub> verlief die A. spinalis anterior in einem nach

rechts konvexen Bogen recht weit von der Fissura mediana anterior entfernt, wie überhaupt die Schlängelung dieser Arterie im Lumbal- und Sakralabschnitt des Rückenmarkes sehr stark war. Etwas weiter kranial waren bei D<sub>8</sub>, D<sub>9</sub> und D<sub>10</sub> drei Inseln in den Verlauf der A. spinalis anterior eingeschaltet.

Der oberste nachweisbare Zufluß bei D<sub>5</sub> gabelte sich in der für Vorderwurzelarterien typischen Weise, obwohl dieses Verhalten nicht bei jeder A. radicularis anterior anzutreffen ist. Es führt nämlich ein starker Ramus descendens die Hauptmenge des zuströmenden Blutes nach kaudal, während ein dünnerer Ramus ascendens in gleicher Richtung weiterläuft, wie sie die dazugehörige Vorderwurzelarterie besaß. Zwischen diesen beiden Gabelästen nahm sich dann die Fortsetzung des vorderen unpaaren Längsstammes recht kümmerlich aus und stützt, da man diese Beobachtung häufig machen kann, die Anschauung, daß die A. spinalis anterior ihrer Natur nach eine Anastomosenkette ist (s. Abb. 2).

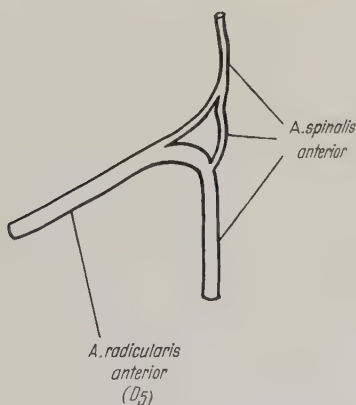


Abb. 2. Erläuterung im Text

### Rückenmark Nr. III (D<sub>5</sub>—Co)

Das Rückenmark bot nur wenige der Aufzeichnung würdige Befunde. Der fast gerade Verlauf und die bis auf den untersten Abschnitt ziemlich gleichbleibende Weite der A. spinalis anterior waren nicht durch Inselbildungen oder sonstige Besonderheiten kompliziert. Auch konnten nur zwei Vorderwurzelarterien registriert werden: rechts bei D<sub>11</sub>; links bei L<sub>1</sub>.

#### Rückenmark Nr. IV (D<sub>5</sub>—Co)

An diesem Rückenmark waren vier Vorderwurzelarterien zu verzeichnen: rechts bei L<sub>3</sub>; links bei D<sub>5</sub>, D<sub>9</sub> und L<sub>2</sub>. Der starke Zufluß bei D<sub>9</sub> mündete in einen stark geschlängelten Abschnitt der A. spinalis anterior, die kaudal von dieser Einmündungsstelle ein stärkeres Kaliber als kranial besaß. Inseln sowie andere Besonderheiten fehlten.

#### Rückenmark Nr. V (D<sub>4</sub>—L<sub>1</sub>)

An dieses Rückenmark führte nur ein Zufluß von links bei D<sub>11</sub>. Die Gabelung bildete einen starken absteigenden und einen schwachen aufsteigenden Ast (vgl. Rückenmark Nr. II). Der kaudale Ast verlief zunächst bogenförmig nach rechts über die Fissura mediana anterior hinweg, um dann erst wieder die Mittellinie aufzusuchen, während der aufsteigende Ast gerade nach kranial zog. Besonderheiten sind von den Gefäßen dieses Rückenmarkes nicht zu vermerken.

#### Rückenmark Nr. VI (D<sub>5</sub>—Co)

Die A. spinalis anterior dieses Rückenmarkes zeigte einen einfachen Verlauf ohne Inseln und besondere Eigentümlichkeiten. Es konnten nur drei linke Vorderwurzelarterien festgestellt werden: bei D<sub>6</sub>, D<sub>10</sub>, D<sub>12</sub>. Die beiden Zuflüsse bei D<sub>6</sub> und D<sub>10</sub> hatten kaudal von ihrer Einmündungsstelle wieder eine stärkere Krümmung der A. spinalis anterior nach der Gegenseite zur Folge. Das Kaliber der A. spinalis anterior war nach Aufnahme der Seitenzuflüsse bei D<sub>6</sub> und D<sub>10</sub> von besonderer Stärke, um sich dann kaudalwärts zu verjüngen.

#### Rückenmark Nr. VII (D<sub>2</sub>—Co)

Das Rückenmark Nr. VII erhielt fünf Vorderwurzelarterien: rechts bei L<sub>4</sub>; links bei D<sub>3</sub>, D<sub>5</sub>, D<sub>10</sub> und L<sub>1</sub>. Die A. radicularis anterior bei D<sub>3</sub> mündete in kaudaler Richtung in die A. spinalis anterior, deren darüber befindliches Stück nur ein geringes Kaliber besaß (vgl. Abb. 3) und eine Insel bildete. Der Brustabschnitt dieses Gefäßes war durch eine mittelstarke Weite ausgezeichnet. Sein kraniales Ende wurde durch die Vorderwurzelarterie bei D<sub>5</sub> angegeben, an deren Einmündungsstelle ein beträchtlicher Bogen nach rechts vorlag. Die üblichen Verhältnisse im Stromgebiet der A. radicularis magna werden genauer von Roll geschildert.



Rückenmark Nr. VIII ( $D_2$ —Co)

Bei diesem Rückenmark konnten nur zwei seitliche Zuflüsse, die von links kommend bei  $D_3$  und  $D_6$  in die A. spinalis anterior mündeten, gezählt werden. Hierdurch erklärte sich das relativ starke Kaliber des vorderen Längsgefäßes im Brustbereich, während die weiter kaudal befindlichen Teile erheblich dünner waren. Der Verlauf der A. spinalis anterior konnte als einigermaßen gerade bezeichnet werden. Bei  $D_5$  und  $D_{10}$  war die Einheitlichkeit des Längsstammes durch Inselbildungen unterbrochen. Die kraniale Insel wurde von zwei gleich starken Ästen gebildet, während bei der kaudalen Insel der linke Ast ungleich stärker angelegt war.

Rückenmark Nr. IX ( $C_2$ —Co)

Die A. spinalis anterior dieses Rückenmarkes wurde von fünf Vorderwurzelarterien gespeist: rechts bei  $C_6$ ,  $C_7$  und  $L_3$ , links bei  $C_5$  und  $D_6$ . Letztere verursachte einen großen Bogen der A. spinalis anterior nach der Gegenseite hin und ließ kaudalwärts von diesem Niveau ( $D_6$ ) den stärksten Abschnitt dieser Arterie entstehen, deren nach kaudal zunehmende Verengung noch einmal durch den Zufluß bei  $L_3$  aufgehalten wurde. Hierdurch entstand ein flacher, aber sich lang hinstreckender Bogen. Im oberen Brustbereich war die A. spinalis anterior mittelstark und von relativ geradem Verlauf. Im Halsabschnitt bestand kein einheitliches Gefäß, vielmehr konnten hier zwei bedeutende Inseln beobachtet werden, wobei der linke Ast der kaudalen Insel sich wiederum zu einer Inselbildung zweiten Grades gabelte. Die beiden großen Inseln erstreckten sich über den Bereich der Segmente  $C_3$  bis  $C_6$ . Kranial von diesen Inseln verlief wieder ein einheitliches, starkes Gefäß weiter (vgl. Abb. 4).

Rückenmark Nr. X ( $D_2$ —Co)

An diesem Objekt erschien die A. spinalis anterior wie ein Produkt der Gabelung des einzigen seitlichen Zuflusses, der bei  $D_8$  von links an das Rückenmark herantrat. Der kaudale Gabelast ist wie üblich stark, während der kraniale nur ein schwaches Stämmchen darstellt. Besonderheiten sind hierbei nicht beobachtet worden.

Rückenmark Nr. XI ( $C_1$ —Co)

In diesem Falle konnte das ganze Rückenmark untersucht werden. Die A. spinalis anterior zeigte einen recht unregelmäßigen Verlauf und sehr stark wechselnde Kaliberverhältnisse. Kaudal vom

stärksten Zufluß bei D<sub>8</sub>, der erst nach der üblichen starken Bogenbildung die A. spinalis anterior in der Mittellinie weiterlaufen ließ, war die einzige gerade Strecke dieser Arterie zu finden, deren starkes Kaliber kaudalwärts langsam abnahm. Insgesamt konnten sieben Vorderwurzelarterien gezählt werden: rechts fünf bei C<sub>3</sub>, C<sub>6</sub>, D<sub>5</sub>, D<sub>8</sub>, L<sub>2</sub>; links zwei bei C<sub>4</sub> und D<sub>2</sub>. Die fünf kranialen Vorderwurzelarterien gabelten sich, bevor sie die Fissura mediana anterior erreicht hatten. Ihre Gabeläste bogen dann mit einem mehr oder weniger scharfen Knick in die Längsrichtung um, wodurch sich nicht mehr das Bild einer einheitlichen A. spinalis anterior bot, sondern die geschlängelte Verkettung der einzelnen Zuflüsse (vgl. Abb. 5). Durch diese Art des Zusammenhanges wurde auch die starke Variabilität des Kalibers im Hals- und oberen Brustabschnitt hervorgerufen. Der Anschluß der A. spinalis anterior an die starke A. radicularis anterior von D<sub>8</sub> erfolgte mehr teleskopartig (vgl. Abb. 6). Im Halsbereich lagen zwei bedeutende Inseln vor, von denen die kraniale sich über die Segmente C<sub>2</sub> und C<sub>3</sub> erstreckte.

#### Rückenmark Nr. XII (C<sub>6</sub>—Co)

Die A. spinalis anterior verlief relativ gerade bis auf die bogenförmigen Einmündungen der vier seitlichen Zuflüsse: drei rechte bei C<sub>7</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>10</sub> und ein linker bei D<sub>12</sub>. Durch diese Vorderwurzelarterien erhielt die A. spinalis anterior im Lenden- und oberen Brustbereich ein stärkeres Kaliber, während das Zwischenstück, das zwei Inseln enthielt, kaudalwärts ständig schwächer wurde. Im Sakralbereich konnte auch eine Insel bemerkt werden. Interessant war die Gabelung der A. radicularis anterior bei D<sub>12</sub>. Außer dem starken absteigenden Ast gingen aufsteigend zwei dünnere Äste ab, die sich erst ein Segment höher unter dem Zufluß bei D<sub>10</sub> zu einem einheitlichen Stämmchen vereinigten (vgl. Abb. 7).

#### Rückenmark Nr. XIII (C<sub>4</sub>—Co)

Die drei linken Vorderwurzelarterien bei C<sub>7</sub>, D<sub>6</sub> und D<sub>11</sub> verursachten durch ihr Einbiegen in die Längsrichtung einen kurvenreichen Verlauf der A. spinalis anterior, die immer nur unterhalb dieser Zuflüsse ihr stärkstes, nach kaudal abnehmendes Kaliber aufzuweisen hatte. Die 4. linke A. radicularis anterior bei L<sub>2</sub> mündete ganz einfach in die A. spinalis anterior ein. Über die Segmente C<sub>8</sub> und D<sub>1</sub> erstreckte sich eine bedeutende Insel.

Rückenmark Nr. XIV (C<sub>6</sub>—Co)

Am Rückenmark Nr. XIV verlief die A. spinalis anterior ziemlich gerade. Sie erhielt neun seitliche Zuflüsse: zwei rechte bei D<sub>1</sub> und D<sub>11</sub> und sieben linke bei C<sub>8</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>7</sub>, D<sub>9</sub>, D<sub>10</sub>, L<sub>2</sub> und L<sub>3</sub>. Drei von ihnen mündeten unter Inselbildung in die A. spinalis anterior. An diesem Präparat zeigte sich deutlich, daß das Kaliber der A. spinalis anterior nicht von der Zahl ihrer Zuflüsse abzuhängen braucht, sondern daß sie gerade im Bereich der Segmente D<sub>7</sub> bis D<sub>10</sub> oder C<sub>8</sub> bis D<sub>2</sub> hinsichtlich ihres Kalibers recht schwach angelegt ist.

Rückenmark Nr. XV (C<sub>2</sub>—S<sub>2</sub>)

Der gerade Verlauf der A. spinalis anterior wurde nur durch die gabelförmigen Mündungen der Vorderwurzelarterien des Hals- und Brustbereiches unterbrochen. Es konnten fünf seitliche Zuflüsse nachgewiesen werden: vier rechte bei C<sub>5</sub>, C<sub>8</sub>, D<sub>5</sub> und D<sub>10</sub> und ein linker bei L<sub>3</sub>. Diese linke Vorderwurzelarterie zeigte eine einfache Einmündung in das vordere Längsgefäß. Der oberste Zufluß bei C<sub>5</sub> bildete eine längliche Insel, an deren Enden die Gabeläste in die A. spinalis anterior einmündeten. In den Verlauf dieses Gefäßes waren im 8. Halssegment zwei kleine Inseln eingeschaltet. Das Kaliber der A. spinalis anterior war im Halsabschnitt mittelstark. Das gleiche Verhalten zeigte sich kaudal von den Zuflüssen bei C<sub>8</sub> und D<sub>5</sub>, wo die Weite ebenso wie bei dem starken lumbalen Gefäßabschnitt in kaudaler Richtung abnahm (s. Abb. 8).

Rückenmark Nr. XVI (C<sub>4</sub>—Co)

In der kaudalen Hälfte dieses Rückenmarkes bestand die A. spinalis anterior wieder aus zwei teleskopartig aufeinander sitzenden Abschnitten (vgl. Rückenmark Nr. XI), von denen der lumbale sich durch das übliche starke Kaliber auszeichnete. Die Abschnitte im Brustbereich waren von mittelstarker Weite, während sich das vordere Längsgefäß im Halsbereich in zwei beachtliche Inseln auflöste, von denen sich die kaudale über vier (C<sub>6</sub>—D<sub>1</sub>), die kraniale über drei (C<sub>4</sub>—C<sub>6</sub>) Segmente erstreckte. Es waren acht Vorderwurzelarterien vorhanden: drei rechts bei C<sub>7</sub>, D<sub>2</sub> und D<sub>7</sub> sowie fünf links bei C<sub>5</sub>, C<sub>7</sub>, C<sub>8</sub>, L<sub>1</sub> und L<sub>2</sub>. Die zahlreichen Zuflüsse des Halsabschnittes bildeten wesentlich dünnere längsverlaufende Gefäße als die zahlenmäßig geringeren Zuflüsse des Brustabschnittes (vgl. Rückenmark Nr. XIV). Auffallend ist, daß bei C<sub>7</sub> von beiden Seiten eine Vorderwurzelarterie an die A. spinalis anterior herantrat.

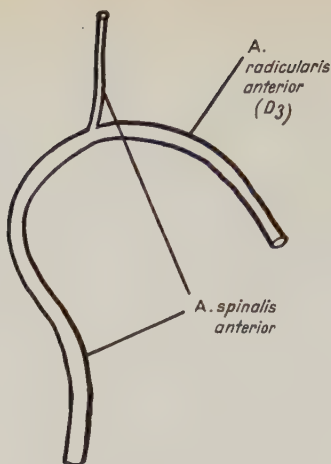


Abb. 3. Erläuterung im Text

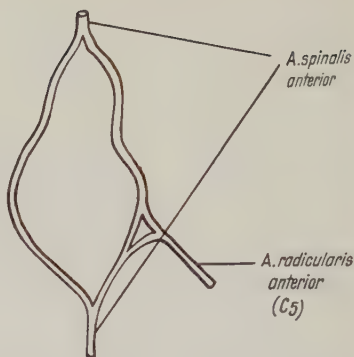


Abb. 4. Inselbildung der A. spinalis anterior im Halsabschnitt des Rückenmarkes Nr. IX

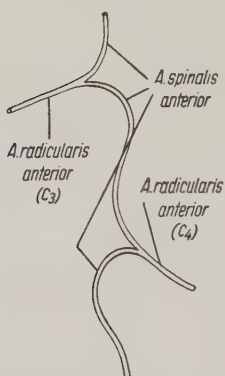


Abb. 5. Erläuterung im Text

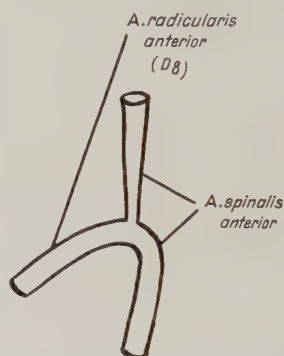


Abb. 6. Teleskopartige Einmündung der A. spinalis anterior in die A. radicularis anterior von D<sub>8</sub>

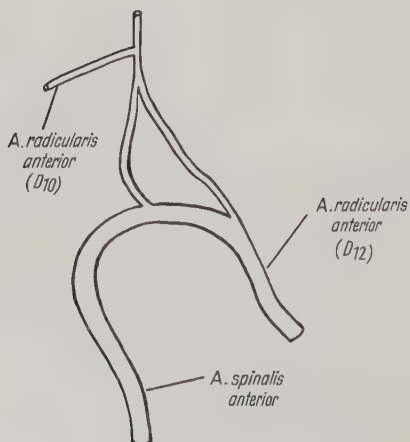


Abb. 7. Erläuterung im Text

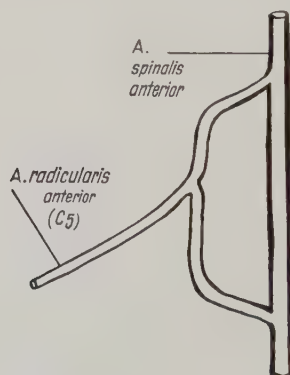


Abb. 8. Einmündung der A. radicularis anterior von C<sub>5</sub> in die A. spinalis anterior unter Inselbildung.



## Rückenmark Nr. XVII (C<sub>1</sub>—Co)

Durch die alternierend von rechts und links an die A. spinalis anterior herantretenden Vorderwurzelarterien verlief das vordere Längsgefäß stark geschlängelt (vgl. Rückenmark Nr. XI). Das starke Kaliber im Lumbalabschnitt stand den mittelstarken Weiten am Brust- und Halsbereich gegenüber. Es konnten sechs seitliche Zuflüsse gezählt werden: drei rechte bei C<sub>7</sub>, D<sub>6</sub> und D<sub>10</sub> sowie drei linke bei C<sub>4</sub>, D<sub>3</sub> und D<sub>7</sub>. Die A. radicularis anterior bei C<sub>4</sub> erzeugte durch ihre Äste eine große Insel, die sich über fünf Segmente von C<sub>1</sub> bis C<sub>5</sub> erstreckte.

In einer Tabelle sind die Häufigkeit, die Seiten- und Segmentverteilung der Vorderwurzelarterien (Aa. radicales anteriores) der untersuchten 17 Rückenmarke zusammengestellt (S. 472).

## D. Systematischer Überblick über die Arterienversorgung des menschlichen Rückenmarkes

### 1. Die Quellgebiete der Rückenmarksarterien

Die großen Arterien, die Rami spinales abgeben, sind bereits seit einiger Zeit bekannt, wenn auch nicht für jede Arterie in den anatomischen Lehrbüchern einheitliche Angaben zu finden sind. Kadyi (1886) führte diese Gefäße zuerst vollständig auf. Es handelt sich jederseits um die A. vertebralis, A. cervicalis ascendens, A. cervicalis profunda, A. intercostalis suprema, Aa. intercostales (A. subcostalis), Aa. lumbales, A. lumbalis ima aus der A. sacralis media, A. sacralis lateralis und A. iliolumbalis. Nach Böhmig (1930) soll außerdem noch der Ramus descendens arteriae occipitalis zur Gefäßversorgung der „Halswirbelsäule“ beitragen. Wenn A. v. Hallei (1762) noch die A. thyreoidea inferior angibt, so dürfte darunter (vgl. die angelsächsische Literatur) der Truncus thyrocervicalis mit der A. cervicalis ascendens zu verstehen sein.

Aus dieser Aufstellung geht hervor, daß der cervicale und obere thorakale Rückenmarksabschnitt nicht nur aus den Ästen der beiden Vertebralarterien versorgt wird, wie es Bartsch (1954) beschreibt, sondern daß sich weitere Gefäße an der Durchblutung beteiligen. In einem Schema (Abb. 9) soll diese Tatsache verdeutlicht werden.

Danach hat es den Anschein, als ob durch verschiedene Zwischenwirbellöcher zwei oder sogar drei Rami spinales hindurchtreten, was aus Gründen der segmentalen Anordnung der Rami spinales aber nicht der Fall ist; denn erstens können im Halsbereich einzelne

Tabelle 1

Nr.	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX	
	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L
C <sub>3</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/		
C <sub>4</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/		
C <sub>5</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/		×
C <sub>6</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	×	
C <sub>7</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	×	
C <sub>8</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/		
D <sub>1</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/		
D <sub>2</sub>	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/						
D <sub>3</sub>	/	/			/	/	/	/	/	/	/	/	×		×			
D <sub>4</sub>	/	/			/	/	/	/			/	/						
D <sub>5</sub>			×					×					×					
D <sub>6</sub>	×											×			×		×	
D <sub>7</sub>																		
D <sub>8</sub>																		
D <sub>9</sub>	×							×										
D <sub>10</sub>												×		×				
D <sub>11</sub>	×			×	×					×								
D <sub>12</sub>												×						
L <sub>1</sub>		×		×		×								×				
L <sub>2</sub>		×						×	/	/								
L <sub>3</sub>							×		/	/							×	
L <sub>4</sub>			×						/	/			×					
L <sub>5</sub>									/	/								
S <sub>1</sub>	×								/	/								
S <sub>2</sub>									/	/								
S <sub>3</sub>	×								/	/								
Summe	5	2	2	2	1	1	1	3	—	1	—	3	1	4	—	2	3	2
	7		4		2		4		1		3		5		2		5	

Noch Tabelle 1

Nr.	X		XI		XII		XIII		XIV		XV		XVI		XVII	
	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L
C <sub>1</sub>	/	/			/	/	/	/	/	/	/	/	/	/		
C <sub>2</sub>	/	/			/	/	/	/	/	/			/	/		
C <sub>3</sub>	/	/	×		/	/	/	/	/	/			/	/		
C <sub>4</sub>	/	/		×	/	/	/	/	/	/						×
C <sub>5</sub>	/	/			/	/	/	/	/	/	×			×		
C <sub>6</sub>	/	/	×													
C <sub>7</sub>	/	/			×			×					×	×	×	
C <sub>8</sub>	/	/							×	×				×		
D <sub>1</sub>	/	/							×							
D <sub>2</sub>	/	/		×						×			×			
D <sub>3</sub>	/	/			×											×
D <sub>4</sub>																
D <sub>5</sub>			×								×					
D <sub>6</sub>								×							×	
D <sub>7</sub>										×			×			×
D <sub>8</sub>		×	×													
D <sub>9</sub>										×						
D <sub>10</sub>					×					×	×				×	
D <sub>11</sub>								×	×							
D <sub>12</sub>						×										
L <sub>1</sub>														×		
L <sub>2</sub>			×					×		×				×		
L <sub>3</sub>										×		×				
Summe	—	1	5	2	3	1	—	4	2	7	4	1	3	5	3	3
		1		7		4		4		9		5		8		6

Erklärung: Kreuze geben die beobachteten Vorderwurzelarterien an.

Rückenmarksteile, die nicht beobachtet werden konnten, sind durch / gekennzeichnet.

R = rechts, L = links.

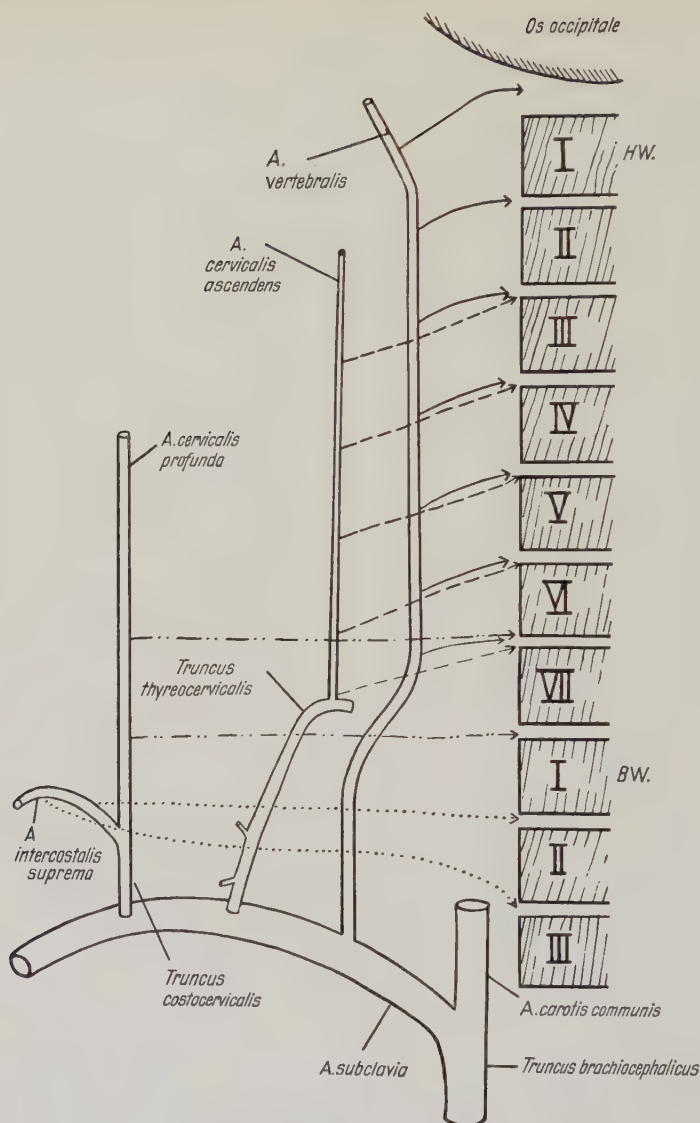


Abb. 9. Schematische Darstellung der Arterien des Halses, die Rami spinales (durch Pfeile angedeutet) abgeben

dieser Rami spinales nicht ausgebildet sein, wodurch solche Verdoppelungen vermieden werden. Zweitens handelt es sich aber in den meisten Fällen nicht um zwei Rami spinales, die durch ein Zwischenwirbelloch treten, sondern der eine dieser Zweige anasto-



mosiert mit dem eigentlichen Ramus spinalis und führt so zu dessen Verstärkung. Nach dieser Art der Gefäßverbindungen ergeben sich folgende Kombinationen, die allerdings auch verschiedene Abweichungen aufweisen können. Die beiden kranialen Rami spinales der A. vertebralis treten selbständig in den Wirbelkanal ein. Die zwei nach kaudal folgenden Zwischenwirbellöcher lassen die von der A. vertebralis stammenden Rami spinales hindurchtreten, die auch durch Anastomosen aus der A. cervicalis ascendens gespeist werden. Die durch die drei nächsten Zwischenwirbellöcher ziehenden Rami spinales entstammen der A. cervicalis ascendens und werden durch Anastomosen aus der A. vertebralis verstärkt, der unterste dieser drei Rami spinales möglicherweise noch durch eine solche aus der A. cervicalis profunda. Von dieser Arterie können auch weiter kranial verstärkende Äste zu Rami spinales hinziehen. Einen eigenen Ramus spinalis gibt sie zwischen letztem Hals- und erstem Brustwirbel ab. Wenn die beiden Rami spinales aus der A. intercostalis suprema, die gewöhnlich die kaudal folgenden Zwischenwirbellöcher passieren, fehlen, tritt aus der Aorta eine Interkostalarterie mehr auf. Es muß aber noch einmal betont werden, daß dieses Schema nicht in jedem Falle Gültigkeit besitzt; denn die Möglichkeiten für Abweichungen sind sehr zahlreich, jedoch ist es nötig, auch unregelmäßigen Verhältnissen eine gewisse Ordnung zugrunde zu legen.

Da nicht jeder Ramus spinalis, wie noch zu erörtern sein wird, eine A. nervomedullaris abgibt, kommt drittens auch eine Beobachtung Solotuchins (1933) für die Erklärung in Betracht, daß nicht zwei Rami spinales durch ein Zwischenwirbelloch ziehen, was der segmentalen Anordnung dieser Gefäße widerspräche. Eine Abbildung aus der Solotuchinschen Arbeit zeigt zwei aus einer A. intercostalis entspringende Äste, die beide durch ein Zwischenwirbelloch in den Wirbelkanal treten, um sich den hinteren und vorderen Knochenpartien des Wirbels zuzuwenden. Dieses Verhalten dürfte durch die Vorverlegung der Teilungsstelle zu erklären sein und würde in diesem Sinne nicht das Vorliegen zweier Rami spinales bedeuten. Die gleiche Erklärung dürfte für ähnliche Fälle im Halsbereich zutreffen.

Auf das unkomplizierte Verhalten im Bereich der Interkostal- und Lumbalarterien braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Zwischen der Lendenwirbelsäule und dem Kreuzbein kann ein Ramus spinalis von zwei Arterien gebildet werden, nämlich von

der A. lumbalis ima und der A. iliolumbalis. Die A. sacralis lateralis entsendet Rami spinales durch die Foramina pelvina in den Canalis sacralis.

Nach den Angaben der Forssmannschen Arbeit (1939) sollen die Aa. intercostales unregelmäßig angeordnet sein. Die mögliche Mangeldurchblutung der Teile der Wirbelsäule soll in solch einem Falle durch Längsanastomosen umgangen werden. Über die Inkonstanz der Aa. intercostales ließen sich keine Mitteilungen bei anderen Autoren finden. Es dürfte sich hierbei nur um ganz geringfügige Abweichungen von der Regel handeln. In etwas größerem Umfange ist mit dem Fehlen einzelner Rami spinales zu rechnen, jedoch sind auch darüber noch keine genauen Angaben veröffentlicht worden.

## 2. Die Verzweigung der Rami spinales und eine kurze Darstellung der Blutversorgung der Wirbelsäule

Für die Verzweigung der Rami spinales nach ihrem Durchtritt durch die Zwischenwirbellöcher läßt sich ein Schema angeben, das sehr mannigfaltig variiert vorkommt. Nach diesem Schema soll sich jeder Ramus spinalis in drei Zweige teilen: einen

Ramus anterior canalis spinalis, eine  
A. nervomedullaris und einen  
Ramus posterior canalis spinalis.

Der vordere Zweig, Ramus anterior canalis spinalis, verläuft an der Vorderseite des Wirbelkanals bis fast zur Mitte. An diesem Punkte teilt er sich in einen langen, dicken Ramus ascendens und einen kurzen, dünnen Ramus descendens, und gibt außerdem an dieser Stelle eine A. nutricia für den Wirbelkörper ab. Von dem gegenseitigen Ramus anterior canalis spinalis werden gleiche Zweige gebildet, so daß in der Regel in jeden Wirbelkörper von dorsal zwei Aa. nutriciae eindringen. Die erwähnten auf- bzw. absteigenden Äste verbinden sich in der Längsrichtung miteinander und stehen im Dienste einer gleichmäßigeren Blutverteilung. Zwischen diesen beiden Längsanastomosenketten sind jeweils etwas oberhalb der Einmündung eines Ramus anterior canalis spinalis quere Verbindungsbrücken eingeschaltet, ebenfalls um die Blutversorgung gleichmäßiger zu gestalten (vgl. Abb. 10).

Die beiden erwähnten Aa. nutriciae, die von dorsal in jeden Wirbelkörper eindringen, bilden in dessen Zentrum ein Ringgefäß, das mit anderen Aa. nutriciae in Verbindung steht, die von der Vorder-

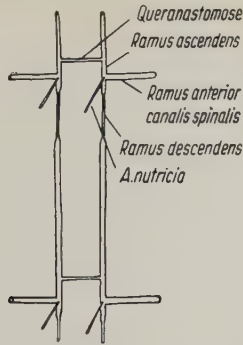


Abb. 10. Schematische Darstellung der Aufzweigung des Ramus anterior canalis spinalis und der anastomotischen Verbindungen seiner Zweige

und den Seitenflächen des Wirbelkörpers her eintreten. Von diesen im wesentlichen radiär angeordneten Gefäßen aus wird der Wirbelkörper mit Blut versorgt (vgl. Abb. 11).

In der foetalen Entwicklungsperiode erhalten die Zwischenwirbelscheiben aus den Wirbelzonen Gefäße, die sich mit zunehmendem Alter des Menschen zurückbilden und dann auch degenerativen Veränderungen Vorschub leisten können (Böhlig, 1930).

Der hintere Zweig, Ramus posterior canalis spinalis, läuft an der Innenseite des Wirbelbogens entlang und kann mit dem entsprechenden Gefäß der Gegenseite anastomosieren. Von diesem Gefäßbogen gehen Äste in den Knochen. Der Wirbelbogen erhält außerdem Zweige von außen, die von den Rami musculares entspringen. Mit ziemlicher Konstanz läßt sich auch am mazerierten Wirbel im Massiv der Querfortsätze ein bedeutendes Foramen nutricium nachweisen.

Es muß hierbei darauf aufmerksam gemacht werden, daß solche Gefäße, die durch Foramina nutricia in den Knochen eindringen, ihr Blut dem Knochenmark zuführen, während die Blutversorgung der Knochensubstanz selbst vom Periost durch Vermittlung der Volkmannschen Kanäle übernommen wird, die natürlich nicht in der üblichen systematischen Weise berücksichtigt werden können.

Die Arbeit von Forssmann und Petren (1939), nach der dieser kurze Überblick zusammengestellt wurde, ist auf dem Gebiet der Wirbelgefäße nicht die einzige Veröffentlichung. Hier müssen vielmehr noch Solotuchin (1933), Willis (1949) und Ferguson (1950) als die wichtigsten Autoren dieses Forschungszweiges genannt werden.

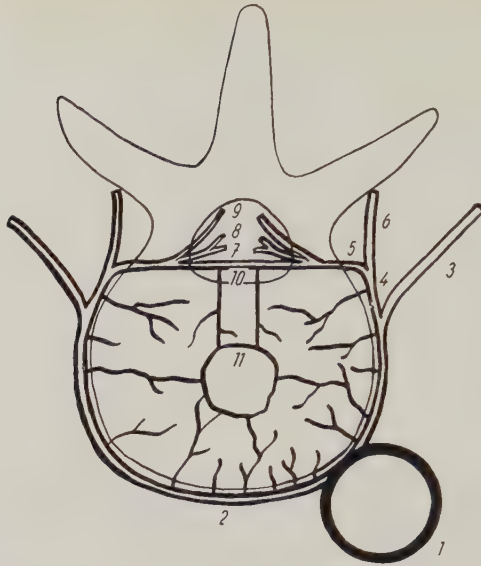


Abb. 11. Die arterielle Versorgung des Wirbelkörpers mit Berücksichtigung der Aufzweigung des Ramus spinalis (Schematisiert nach Forssmann und Petren)

- |  |   |
|--|---|
| 1 = Aorta;   | 7 = Ramus anterior canalis spinalis;                  |
| 2 = Aa. intercostales seu lumbales;                      | 8 = A. nervomedullaris mit Aufzweigung in             |
| 3 = Ramus anterior arteriae intercostalis seu lumbalis;  | A. radicularis anterior und A. radicularis posterior; |
| 4 = Ramus posterior arteriae intercostalis seu lumbalis; | 9 = Ramus posterior canalis spinalis;                 |
| 5 = Ramus spinalis;                                      | 10 = Queranastomose;                                  |
| 6 = Ramus muscularis;                                    | 11 = Gefäßbring.                                      |

### 3. Die A. nervomedullaris und ihre Zweige

Der mittlere Ast des Ramus spinalis, die A. nervomedullaris, verläuft etwas ventral und kaudal vom Spinalnerven und Spinalganglion, um sich nach diesem kurzen Verlauf in die Vorderwurzelarterie, A. radicularis anterior, und in die Hinterwurzelarterie, A. radicularis posterior, zu teilen. Von diesem Gefäß wie auch von seinen beiden Zweigen führen kleine Äste den Nervenwurzeln, dem Spinalganglion und dem Spinalnerven Blut zu.

Die bereits erwähnte, allerdings weniger bedeutende Inkonstanz der Rami spinales gewinnt ein größeres Ausmaß bei den Verzweigungen höherer Ordnung. So gibt es nach Kadyi (1886) an einem Rückenmark nur zwei bis vier, selten mehr (sieben bis neun) Aa. nervomedullares, die sich dem genannten Schema entsprechend in



Vorder- und Hinterwurzelarterie teilen. Adamkiewicz (1882) machte dazu keine Angaben. Dieser Umstand spielt aber keine besondere Rolle, da Vorder- wie Hinterwurzelarterien auch ohne Verzweigung der A. nervomedullaris durch einfache Verlängerung derselben entstehen können. Insgesamt gibt es drei verschiedene Möglichkeiten im Verhalten der A. nervomedullaris:

1. Es kann eine regelrechte Teilung in eine Vorder- und eine Hinterwurzelarterie vorkommen.
2. Aus der A. nervomedullaris kann entweder eine Vorder- oder eine Hinterwurzelarterie durch einfache Verlängerung des Gefäßes hervorgehen.
3. Die A. nervomedullaris kommt für die Durchblutung des Rückenmarkes nicht in Betracht, wenn sie sich in kleine Äste aufteilt, die den Spinalnerven, dessen Wurzeln und Ganglion versorgen.

Nach Kadyi (1886) kommen insgesamt 15 bis 34, also durchschnittlich 24 Aa. nervomedullares an einem Rückenmark vor.

Die Vorderwurzelarterien, die dem Hauptverteilungsgefäß am Rückenmark, der A. spinalis anterior, das Blut zuführen, sind für die Klinik von bedeutendem Interesse. A. v. Haller (1762) meinte noch, daß in manchen Fällen jedes Segment eine eigene Vorderwurzelarterie besäße. Solch ein Fall ist aber bis heute noch nicht beschrieben worden. Lediglich beim Foeten wäre diese reichliche Vascularisation möglich, doch ist es auch hierbei noch nicht entschieden, ob wirklich für jedes Segment eine eigene Vorderwurzelarterie ausgebildet wird, oder ob dies nur andeutungsweise in einem begrenzten Abschnitt vorkommt. Es steht aber fest, daß beim Foeten mehr Aa. radicales anteriores existieren als beim Erwachsenen (Kadyi). Es ist ebenfalls noch nicht genau bekannt, in welchem Alter der Rückbildungsvorgang solcher Gefäße zum Stillstand kommt, oder ob er sich über das ganze Leben des Menschen erstreckt. Es spricht mehr für jene Möglichkeit, nach der die Reduktion auf ein bestimmtes Lebensalter beschränkt bleibt. Für den Kliniker entsteht dadurch die Frage nach einer möglichen Mangeldurchblutung infolge solcher Rückbildungsvorgänge.

Zunächst gilt es, die Zahl der bleibenden Vorderwurzelarterien ungefähr zu skizzieren:

Tabelle 2

Autoren	Zahl der Vorderwurzelarterien			Untersuchte Rückenmarke	Zahl der Hinterwurzelarterien
	Minimum	Maximum	Durchschnitt		
A. v. Haller 1762	2	(60)	31	?	Ungenaue Angaben
Adamkiewicz 1882	3	10	7	13	< 60
Kadyi 1886 .....	2	17	8 (5—10)	29	17 (11—23)
Suh und Alexander 1939	6	8	7	15	5—8
Noeske .....	4	9	6	8	< 60

Die ältesten Angaben des bedeutenden Anatomen Albrecht v. Haller (1762) sind schon oben kritisiert worden und hier nur noch einmal aus Gründen der Vollständigkeit notiert. Die eigenen Zahlen, den vollständigen oder nahezu vollständigen Rückenmarken Nr. IX, XI—XVII entnommen, können altersmäßig aufgeschlüsselt werden, ohne daß sich dadurch klärende Hinweise für das entwicklungsgeschichtliche Problem geben ließen.

Tabelle 3

Alter	33	65	68	68	69	74	76	83
Zahl der Vorderwurzelarterien	5	8	5	7	9	6	4	4

Es ist sehr aufschlußreich, die prozentuale Verteilung dieser Gefäße auf die einzelnen Segmente der untersuchten Rückenmarke zu ermitteln (Bartsch 1954). Hierfür stehen genaue Zahlen aus der Arbeit Kadyis (1886) und aus eigenen Beobachtungen zur Verfügung.

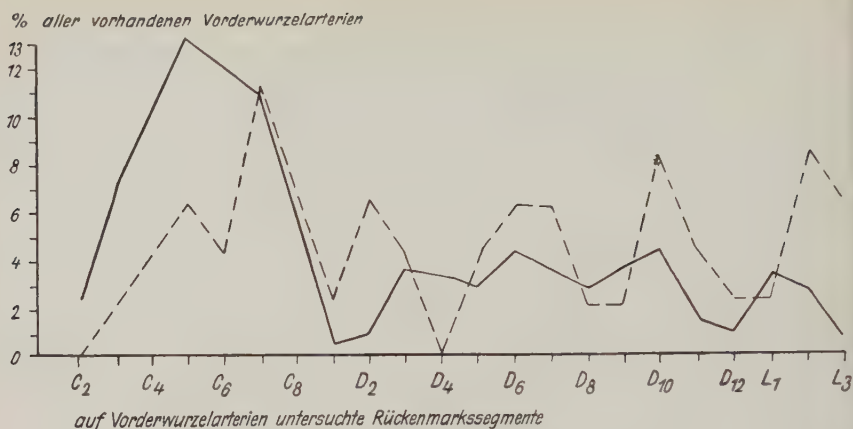
Vergleicht man bei beiden Untersuchern die ermittelten Prozentzahlen für die relative Verteilung der Vorderwurzelarterien auf die einzelnen Segmente des Rückenmarkes, so müßten die Werte — eine ausreichende Zahl an Untersuchungsobjekten vorausgesetzt — miteinander übereinstimmen. Die genannte Bedingung ist aber nicht genügend erfüllt; denn den 29 von Kadyi (1886) untersuchten Rückenmarken stehen nur 8 vergleichbare eigene Objekte gegen-

Tabelle 4

Segmente	Kadyi (29 Rückenm.)		Eigene Untersuchung	
	Zahl der Zuflüsse	Prozent aller Zuflüsse	Zahl der Zuflüsse	Prozent aller Zuflüsse
C <sub>2</sub>	5	2,4	0	0
C <sub>3</sub>	15	7,1	1	2,1
C <sub>4</sub>	21	9,9	2	4,2
C <sub>5</sub>	28	13,2	3	6,2
C <sub>6</sub>	25	11,8	2	4,2
C <sub>7</sub>	23	10,8	6	12,5
C <sub>8</sub>	12	5,6	3	6,2
D <sub>1</sub>	1	0,5	1	2,1
D <sub>2</sub>	2	0,9	3	6,2
D <sub>3</sub>	8	3,7	2	4,2
D <sub>4</sub>	7	3,3	0	0
D <sub>5</sub>	6	2,8	2	4,2
D <sub>6</sub>	9	4,2	3	6,2
D <sub>7</sub>	8	3,7	3	6,2
D <sub>8</sub>	6	2,8	1	2,1
D <sub>9</sub>	8	3,7	1	2,1
D <sub>10</sub>	9	4,2	4	8,3
D <sub>11</sub>	3	1,4	2	4,2
D <sub>12</sub>	2	0,9	1	2,1
L <sub>1</sub>	7	3,3	1	2,1
L <sub>2</sub>	6	2,8	4	8,3
L <sub>3</sub>	1	0,5	3	6,2

Den Werten der Rubrik „Eigene Untersuchungen“ liegen die Beobachtungen an den Rückenmarken Nr. IX, XI bis XVII zugrunde.

über. Die etwas geringere Zahl erklärt die starken Schwankungen der Kurve, die aber in ihrem allgemeinen Verlauf mit der Kurve nach Kadyis Untersuchungen (1886) ziemlich parallel geht, so daß der Hauptgipfel den Cervicalbereich betrifft, während das durchschnittliche Niveau der Kurve für die kaudalen Bereiche niedriger liegt. Beim Vergleich dieser beiden Kurven fällt allerdings die größere Zahl der Vorderwurzelarterien im kaudalen Rückenmarksabschnitt bei den eigenen Objekten auf. Letztlich sind die individuellen Unterschiede in den Arterienzuflüssen zum Rückenmark so beträchtlich, daß bei derartigen Vergleichen genaue Übereinstimmungen nicht zu erwarten sind (vgl. Tab. 4 und die graphische Darstellung der relativen Verteilung der Vorderwurzelarterien auf die einzelnen Segmente des Rückenmarkes).



Graphische Darstellung der relativen Verteilung der Vorderwurzelarterien auf die einzelnen Segmente des Rückenmarkes

————— Nach K a d y i s Untersuchungen      - - - - - Nach eigenen Untersuchungen

Die Angaben über die Häufigkeit der Hinterwurzelarterien, Aa. radicales posteriores, differieren bei den einzelnen Autoren sehr stark. Während Suh und Alexander (1939) die unwahrscheinlich niedrige Zahl von fünf bis acht Hinterwurzelarterien nennen, vertritt Adamkiewicz (1882) das andere Extrem und meint, daß fast jeder Hinterwurzel auch eine Hinterwurzelarterie entspreche. Wörtlich schreibt er: „Die Zahl der Aa. spinales anteriores (= Aa. radicales anteriores) entspricht einem Bruchteil der Gesamtzahl der Vorderwurzeln, während die Zahl der Aa. spinales posteriores (= Aa. radicales posteriores) von derjenigen der Hinterwurzeln nur um einen Bruchteil differiert.“ Bei den eigenen Untersuchungen konnte man zu dem gleichen Eindruck gelangen, jedoch ist es nicht immer leicht und sicher zu entscheiden, ob eine Hinterwurzelarterie vorlag oder ein anderes Gefäß, das, vom Rückenmark kommend, der Blutversorgung der Nervenwurzeln diene. Nach Kadyi (1886) gibt es zwar ebenfalls mehr Hinterwurzelarterien als Vorderwurzelarterien, doch beschreibt er nur eine beschränkte Zahl, nämlich 11 bis 23, durchschnittlich 17 für jedes Rückenmark. Die Gegenüberstellung der verschiedenen Ansichten zeigt, daß noch weitere Aufklärungen auf dem Gebiet der Arterienversorgung des Rückenmarkes notwendig sind.

Es wurde schon kurz angedeutet, daß die Frage der arteriellen Zuflüsse zum Rückenmark einige Bedeutung für die Klinik besäße.



Von dieser Seite ist das Problem besonders von Bartsch (1954) und Zülch (1954, 1955) gesehen worden, nach deren Meinung das Rückenmark aus zwei hinsichtlich seiner Blutversorgung voneinander unabhängigen Teilen besteht, von denen der kraniale Abschnitt sein Blut aus Ästen der A. vertebralis bekäme, der kaudale aus Ästen der Aorta. Diese beiden Versorgungsgebiete sollen durch eine sogenannte Grenzzone voneinander getrennt sein, die in der Höhe des 3. oder 4. Brustsegmentes liegen soll. Dieses Grenzterritorium, so meinen die genannten Autoren, werde von den letzten Ausläufern der beidseitigen Zuflußgebiete versorgt. Mit einem Vergleich aus der Bewässerungstechnik wird versucht, die Gefährdung dieser Segmente bei einer plötzlichen Verminderung der Blutzufuhr zu erklären. Schlagwortartig wird immer wieder in den betreffenden klinischen Arbeiten der Ausdruck Schneiders (1951) von den letzten Wiesen an einem Bewässerungssystem angeführt, die bei einem Sinken des Wasserspiegels als erste austrocknen. Dieser Vergleich, der zuerst für das Gehirn geprägt wurde und dort auch seine Berechtigung besitzt, ist dann schematisiert auf das Rückenmark übertragen worden und stimmt hier in keiner Weise mit den anatomischen Gegebenheiten überein; denn die arteriellen Zuflüsse können vom Hals- bis zum Lendenmark in jeder beliebigen Segmenthöhe an das Rückenmark herantreten und sind andererseits auch nicht nur von der A. vertebralis und der Aorta abhängig (vgl. Abb. 9). Die angeblich gefährdetsten Segmente D<sub>3</sub> und D<sub>4</sub> können ebenfalls ihre eigenen Zuflüsse (Vorderwurzelarterien!) erhalten. Kadyi (1886) fand an seinen 29 Rückenmarken acht Vorderwurzelarterien bei D<sub>3</sub> und sieben bei D<sub>4</sub>, d. h., daß diese Grenzzone nach dem Kadyischen Material 7% aller Zuflüsse erhielt. Aus Kadyis Angaben geht hervor, daß an 15 von 29 Rückenmarken eine Vorderwurzelarterie in diese sogenannte Grenzzone zog. Das bedeutet, daß jeder zweite Mensch einen Zufluß in dieses Gebiet besitzt. Bei den eigenen Untersuchungen konnten bei D<sub>3</sub> vier Zuflüsse an 17 Rückenmarken gezählt werden, während zum 4. Brustsegment keine Vorderwurzelarterie führte.

Auf die Hypothese von einer Grenzzone im oberen Brustmark wird später noch von einer anderen Seite eingegangen werden, jedoch dürfte bereits hiermit gezeigt worden sein, daß der Annahme eines Grenzterritoriums keine morphologischen Tatsachen zugrunde liegen.

Die erwähnten Kliniker (Bartsch, Zülch u. a.) berücksichtigen in ihren Erörterungen jeweils nur das Minimum der an das Rücken-

mark herantretenden Vorderwurzelarterien, um eine zu günstige Beurteilung der Blutversorgung zu vermeiden. Dieses Vorgehen hat allerdings den Nachteil, daß tatsächlich der Eindruck einer Mangel-durchblutung entsteht, während sich der Organismus mit der Reduktion segmentaler Zuflüsse lediglich auf den notwendigen Bedarf des Rückenmarkes an Blut einstellt und damit ganz allgemeinen ökonomischen Prinzipien gehorcht.

#### 4. Die drei großen Längsanastomosen

Die in verschiedenen Segmenthöhen an das Rückenmark herantretenden seitlichen Zuflüsse (Vorder- und Hinterwurzelarterien) bedürfen solcher Gefäße, die die Blutverteilung entlang der Längsachse des Rückenmarkes übernehmen. Derartige Längsgefäße entstehen durch einfache Gabelung der Vorder- und Hinterwurzelarterien, wobei die Gabelenden ihren Verlauf in der Längsrichtung nehmen und mit entsprechenden Gefäßen der Nachbarschaft anastomosieren (vgl. Abb. 5 und 7). Auf diese Weise werden drei beachtliche Längsanastomosettenketten gebildet, die auch am nicht injizierten Rückenmark mit bloßem Auge zu bemerken sind.

Das eine dieser Längsgefäße verläuft mehr oder weniger geschlängelt mit wechselndem Kaliber an der Ventralseite des Rückenmarkes entlang der Fissura mediana anterior und wird *A. spinalis anterior* genannt. Das unpaare Gefäß ist durch Verschmelzung aus einer ursprünglich paarigen Anlage hervorgegangen (Kadyi, 1886; Hofmann, 1900). Kranial geht die *A. spinalis anterior* — wie auch die beiden *Aa. spinales postero-laterales* — aus Ästen der beiden *Aa. vertebrales* hervor, die für einige Segmente unvereinigt nebeneinander herlaufen können (vgl. Abb. 1).

Durch diesen eigentümlichen Verlauf entsteht ein Gebilde, das als Insel bezeichnet wird. Inseln sind nichts anderes als von auseinander weichenden und sich wieder vereinigenden Arterien umgrenzte Areale, wobei sich der Ausdruck „Insel“ auf den Arterienring bezieht und nicht auf das von ihm umgrenzte Areal. Solche Inseln, die man als Reste der paarigen Anlage des vorderen Längsgefäßes aufzufassen hat, finden sich am häufigsten im Bereich des Cervicalmarkes und erstrecken sich zuweilen über mehrere Segmente. Die Inseln können spindelförmig, oval oder ganz unregelmäßig gestaltet sein. Recht häufig werden Inseln durch Gabelungen seitlicher Zuflüsse gebildet, jedoch sind solche Zuflüsse nicht die Vorbedingung für Inseln (vgl. Abb. 12).

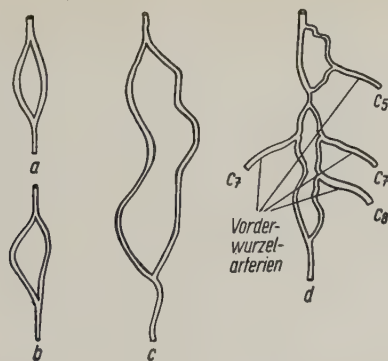


Abb. 12. Beispiele für Inseln im Verlauf der A. spinalis anterior. Während die Inseln a bis c an jedem Rückenmark gefunden werden können, stellt das Beispiel d eine interessante Besonderheit dar, die sich am Rückenmark Nr. XVI vorfind

Verlauf und Kaliber der A. spinalis anterior richten sich nach der Einmündung von Vorderwurzelarterien, die dem Gefäß, sofern keine Insel gebildet wird, eine konvexe Ausbiegung nach der Gegenseite erteilen und seine Weite in der Nähe der Einmündungsstelle groß erhalten, wonach sich das Gefäß mit zunehmender Entfernung allmählich verjüngt. Abweichungen von dieser Regel finden sich vornehmlich im Halsbereich (vgl. Rückenmarke Nr. XIV und XVI).

Die A. spinalis anterior ist kein einheitliches Gefäß im Sinne der üblichen peripheren Arterien, sondern es ist eine Kette von Anastomosen, die die Vorderwurzelarterien in der Längsrichtung miteinander verbindet. Trotzdem handelt es sich um ein Gefäßrohr, das von den kranialen Bezirken des Halsmarkes bis zum Filum terminale ununterbrochen durchgängig ist. Diese seit langem bekannte Tatsache widerspricht der Hypothese von der Grenzzone zwischen zwei Versorgungsgebieten des Rückenmarkes; denn die A. spinalis anterior faßt als Hauptverteilungsgefäß die verschiedenen seitlichen Zuflüsse zusammen, wodurch für das ganze Rückenmark ein einziges, ungeteiltes Versorgungssystem entsteht. Es ist falsch, die Vorderwurzelarterien für sich zu betrachten und nach diesen Zuflüssen verschiedene Versorgungsgebiete am Rückenmark zu unterscheiden; sondern die seitlichen Zuflüsse dürfen nur zusammen mit den Längsgefäßen betrachtet werden, wenn man die sinnvollen Zusammenhänge überhaupt erfassen möchte.

Weiterhin ist auch zu beachten, daß die Äste zur Rückenmarkssubstanz erst von den Längsgefäßen ausgehen, eine Tatsache, die die

isolierte Betrachtung der seitlichen Zuflüsse ebenfalls nicht berücksichtigen kann. Wir haben bei den von der A. spinalis anterior ausgehenden Ästen drei verschiedene Gruppen zu unterscheiden:

1. Sogenannte Sulcusarterien (Aa. sulci), die zu mehreren in einem Segment in die Fissura mediana anterior eindringen, um auf diesem Wege die Rückenmarkssubstanz aufzusuchen.
2. Lateral verlaufende Äste, die die verschiedenen Längsgefäße in der Querrichtung miteinander verbinden und auch den Nervenwurzeln Blut zuführen.
3. Äste, die auf der Vorderfläche des Rückenmarkes verlaufen und von dort in die Rückenmarkssubstanz eindringen (vgl. Abb. 14).

Die Aa. spinales postero-laterales sind paarig vorhanden. Man hat sie im Winkel zwischen Hinterwurzeln und Seitensträngen zu suchen. Auch diese beiden Gefäße beginnen kranial — wie die A. spinalis anterior — als Äste der Aa. vertebrales und verlaufen zunächst, aber nur für wenige Segmente, im Winkel zwischen der Hinterwurzel und den Hintersträngen. Sie kommen ebenfalls wie die A. spinalis anterior durch Verknüpfungen der auf- bzw. absteigenden Äste der Hinterwurzelarterien zustande. Sie ziehen ununterbrochen am ganzen Rückenmark entlang, entgegen der Angabe bei Suh und Alexander (1939), die sich auf die Aa. spinales posteriores bezieht und diese mit den Aa. spinales postero-laterales verwechselt. Diese Verwechslung beruht auf einer unterschiedlichen Bezeichnungsweise für dieses Arterienpaar, die bei den einzelnen Autoren nicht einheitlich ist. In den anatomischen Lehrbüchern, sowie bei den Autoren, denen es nur auf die drei großen Längsstämme ankommt (v. Haller, Bolton, Suh und Alexander), werden der A. spinalis anterior die beiden großen hinteren Längsgefäße als Aa. spinales posteriores gegenübergestellt. Es ist aber zu berücksichtigen, daß medial von beiden Hinterwurzeln noch ein kleines Gefäßpaar entlang zieht, das noch zu erörtern sein wird, und für das allein die Bezeichnung „Aa. spinales posteriores“ reserviert werden muß, während die etwas weiter seitlich verlaufenden, ventral von den Hinterwurzeln entlang ziehenden Gefäße den Namen „Aa. spinales postero-laterales“ verdienen, wie es bereits Kadyi (1886) vorschlug. Leider hat sich diese exakte Namengebung bis heute nicht durchsetzen können, so daß besonders in dem klinischen Schrifttum verschiedene Unklarheiten entstanden sind (Kalm, 1953).



Das Kaliber der einzelnen A. spinalis postero-lateralis ist, weil es sich hierbei um ein Gefäßpaar handelt, nicht so stark wie das der A. spinalis anterior, die bekanntlich aus einer paarigen Anlage durch Verschmelzung hervorgegangen ist und darum über ein größeres Fassungsvermögen verfügen muß. Der Verlauf der Aa. spinales postero-laterales ist sehr stark geschlängelt. In vielen kleinkurvigen Windungen ziehen sie am Rückenmark entlang, um sich an dessen kaudalem Ende durch bogenförmige Anastomosen mit der A. spinalis anterior zu verbinden (Roll). Die im kaudalen Rückenmarksabschnitt zu findenden Abweichungen von diesem Verhalten werden von Roll genauer geschildert.

Von den beiden Aa. spinales postero-laterales gehen ebenfalls Äste zu den Hinterwurzeln. Außerdem entspringen kleine Zweige, die an der Oberfläche des Rückenmarkes entlang ziehen, um in lateraler Richtung die Längsgefäße zu verbinden und um in verschiedenen Richtungen laufend die Rückenmarkssubstanz aufzusuchen.

##### 5. Die kleinen Längsanastomosen und die Querverbindungen an der Rückenmarksoberfläche

Die von den drei großen Längsgefäßen kommenden, in querer Richtung an der Rückenmarksoberfläche verlaufenden Äste können kleine Zweige abgeben, die sich in der Längsrichtung anordnen und sich mit entsprechenden Zweigen der Nachbarschaft verknüpfen. Nach diesem Schema werden sechs weitere Längsanastomosen gebildet. Ihr Kaliber ist erheblich geringer als das der drei großen Längsstämme. Auch darf man sich die sechs kleinen Anastomosenketten nicht als Gefäßröhren vorstellen, die nun vom Cervicalmark bis zum Sakralmark ununterbrochen an der Rückenmarksoberfläche sich hinziehen, sondern wenn man überhaupt Verbindungen in dieser Ausdehnung nachweisen kann, dann handelt es sich um labyrinthische Verlaufsunregelmäßigkeiten, die für eine Verteilung des Blutes über die gesamte Länge des Rückenmarkes nicht in Betracht kommen dürften, die vielmehr die Funktion der Verteilung nur für einige Segmente übernehmen.

Mit diesen Vorbehalten soll hier das Schema nach Kadyi (1886) und Mettler (1948) wiedergegeben werden. Dabei ist zu beachten, daß nur in ganz günstigen Fällen oder bei besonderer Schnittführung alle neun Längsgefäße auf dem Querschnitt in Erscheinung treten (vgl. Abb. 13).

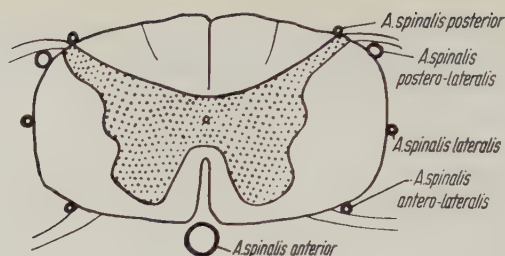


Abb. 13. Schematische Darstellung der Längsgefäße am Rückenmarksquerschnitt  
(nach Kadyi und Mettler)

Wenn wir mit den genannten Einschränkungen überhaupt von sechs Längsgefäßen sprechen, so lassen sie sich zu drei Paaren zusammenfassen. Das am weitesten ventral gelegene Paar besteht aus den beiden Aa. spinales antero-laterales, die im Winkel zwischen Vorderwurzeln und den Seitensträngen entlang ziehen, und die mit ihren zahlreichen Windungen auch zwischen den Wurzelfasern hindurchlaufen. Das zweite Arterienpaar wird von den Aa. spinales laterales gebildet. Diese Arterien ziehen sich an der Seite des Rückenmarkes etwa in der Mitte zwischen Hinter- und Vorderwurzel hin und zeichnen sich ebenfalls durch einen unregelmäßigen und unterbrochenen Verlauf aus. Die beiden Aa. spinales posteriores, die an der medialen Seite der Hinterwurzeln zu suchen sind, wurden bereits erwähnt. Zwischen allen diesen Längsgefäßen sind feinste anastomotische Netze ausgebildet, die die gesamte Rückenmarksoberfläche umspinnen und ihre Äste in das Innere des Rückenmarkes entsenden.

Die sechs kleinen Längsanastomosenketten beziehen ihr Blut aus der A. spinalis anterior und den Aa. spinales postero-laterales durch Vermittlung querer Verbindungsbrücken. Bei Erörterung der mikroskopischen Gefäßverteilung des Rückenmarkes hat Adamkiewicz (1882) den Begriff der „Vasocorona“ geprägt und genau definiert. Trotzdem ist er mißverstanden worden, und man hat gemeint, daß mit diesem Ausdruck ein Gefäßring bezeichnet sei, der in horizontaler Ebene die Längsgefäße miteinander verbindet (s. a. Ziehen 1899). So schreibt Benninghoff (1950), die Vasocorona sei ein Gefäßkranz, der durch die quere Verbindung vorderer und hinterer Rückenmarksarterien zustande kommt. Die Ausführung Sieglbauers (1935) kann man auch so verstehen. Er schreibt: „Durch zwei der vorderen und hinteren Wurzel entsprechende Zweige,

in welche sich die meisten der von der rechten und linken Seite herantretenden Rami spinales spalten, werden in unregelmäßiger Folge quere Gefäßreifen um das Rückenmark erzeugt, Vaso-corona.“ Kalm (1953) veröffentlichte in einer klinischen Arbeit ein Schema, nach dem jedem Segment ein solcher Gefäßring zukäme, um vier (!) Längsgefäße in der Querrichtung miteinander zu verbinden. (In dem erwähnten Schema wurden sonderbarerweise vier längsverlaufende Arterien angegeben: zwei laterale, eine ventrale und eine dorsale.) Auch Mettler (1948) trug in sein Schema ein derartiges Ringgefäß ein. Die verschiedenen unregelmäßigen Querverbindungen durch ein Ringgefäß anzudeuten, mag nur angehen, wenn man ausdrücklich darauf verweist, daß Ringgefäße dieser Art in Wirklichkeit nicht existieren, sondern daß es sich um Querbrücken recht unregelmäßiger Natur handelt (Abb. 16). Unter „Vasocorona“ wollte Adamkiewicz (1882) vielmehr einen Kranz von Arterien verstanden wissen, die radiär zum Zentrum des Rückenmarksquerschnittes verlaufen, und die von dem feinen Anastomosennetz an der Rückenmarksoberfläche in das Innere desselben entsendet werden (vgl. Abb. 14).

## 6. Kurze Darstellung der mikroskopischen Gefäßverhältnisse in der Rückenmarkssubstanz

In die Rückenmarkssubstanz dringen zwei Gruppen von Arterien ein, deren Untersuchung mikroskopische Methoden erforderlich macht. Die eine Gruppe umfaßt die Sulcusarterien, die von der A. spinalis anterior ausgehen und in horizontalem Verlauf im Bindegewebe der Fissura mediana anterior dorsalwärts ziehen. Mehr oder weniger tief in dieser Fissura mediana anterior erfolgt eine Gabelung in zwei Commissurenarterien (Mettler, 1948), die sich in lateral gerichtetem Bogen der grauen Substanz zuwenden. Aus ihnen entstehen wieder je zwei Hauptstämme, die zum Vorder- bzw. Hinterhorn ziehen, um sich dort in einzelne Äste aufzuteilen, nachdem sie auch schon vorher mehrere Zweige abgegeben haben.

Zur zweiten Gruppe gehören die kleinen Arterienäste, die aus den Anastomosennetzen der Rückenmarksoberfläche stammen, radiär in die Rückenmarkssubstanz eindringen und in ihrer Gesamtheit die von Adamkiewicz (1882) erstmalig hervorgehobene „Corona vasorum“ bilden. Man unterscheidet auf dem Rückenmarksquerschnitt mehrere Teile dieser Corona vasorum: ventro-laterale, medio-

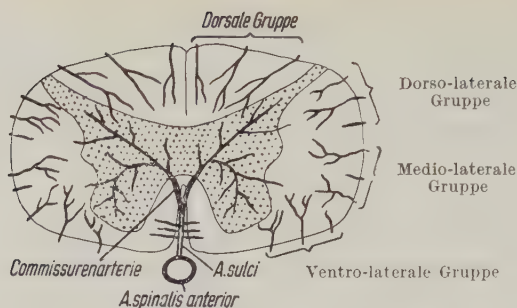


Abb. 14. Die Gefäße der Rückenmarkssubstanz, dargestellt am Rückenmarksquerschnitt (nach Mettler)

laterale, dorso-laterale und dorsale Arterien. Von den letzteren können einige bedeutendere Arterien herausgestellt werden, jedoch sei angemerkt, daß die Darstellung dieser feineren Verhältnisse bei den verschiedenen Autoren stark variiert. Das hier verwendete Schema stammt von Mettler (1948) und bietet ein sehr übersichtliches Bild von der Gefäßverteilung.

Innerhalb des Rückenmarkes gibt es nur äußerst wenige Verbindungen zwischen den Zweigen verschiedener Arterien der Rückenmarksoberfläche. Wir haben es hier also mit Endarterien zu tun.

## 7. Zum Problem der Blutstromrichtung in den großen Längsgefäßen

Die Tatsache, daß ein einheitliches Versorgungssystem des Rückenmarkes, angedeutet durch die drei großen Längsgefäße, aus verschiedenen Quellen gespeist wird, gibt zu der Frage Anlaß, in welchen Richtungen das Blut strömt. Adamkiewicz (1882) führte bereits aus, daß der Blutstrom einer in die A. spinalis anterior mündenden Vorderwurzelarterie sich teile und nach kranial sowie nach kaudal wende. Daraus ergibt sich die Regel, daß doppelt so viele Teil- oder Partialströmchen (Adamkiewicz) vorhanden sein müssen wie Zuflüsse, vermehrt um einen Partialstrom entsprechend dem Ast der A. vertebralis.

Da man die Zirkulation nicht direkt beobachten kann, ist es nötig, aus morphologischen Befunden auf die Richtigkeit dieses Schemas zu schließen. Es gibt im wesentlichen zwei Tatsachen, die die genannte Theorie unterstützen. In sehr vielen Fällen kann eine deutliche Gabelung der von der Seite kommenden Gefäße (Aa.



radiculares anteriores et posteriores) festgestellt werden, ein Verhalten, das bereits von Kadyi (1886) beschrieben wurde und das der heutigen Auffassung von der Anastomoseneigenschaft der Längsgefäße zugrunde liegt. Diese Verhältnisse konnten auch am eigenen Material beobachtet werden (vgl. Rückenmarke Nr. I, II, V, IX, X, XI, XII, XIV, XV, XVII). Die Gabelung des Gefäßes muß auch eine Gabelung des Blutstromes mit sich bringen.

Am vorderen Längsgefäß fanden sich die kleinsten Durchmesser annähernd in der Mitte zwischen zwei Seitenzuflüssen, worauf schon Kadyi (1886) sowie Suh und Alexander (1939) hingewiesen haben. Es handelt sich hierbei um die Stellen, an denen sich normalerweise die benachbarten Ströme begegnen und ihre gegeneinander gerichteten Drucke sich aufheben. Bei der Beurteilung der Strömungsverhältnisse muß man von physikalischen Gesetzen ausgehen, die auch hier ihre Gültigkeit haben. Wenn bei Gefäßverlegungen eine der entgegengesetzten Druckkräfte wegfällt, so wird die andere sich entsprechend weiter auswirken. Einer solchen Kompensation sind natürlich Grenzen gesetzt, die aber weitgehend von den individuellen Verhältnissen in der Anordnung der zuführenden Gefäße abhängig und darum im einzelnen nicht genauer zu erörtern sind. So ist es zum Beispiel sehr unwahrscheinlich, daß die A. radicularis magna im Notfalle in der Lage wäre, Blut bis in den Cervicalbereich zu senden. Die grundsätzliche Fähigkeit der Kompensation bleibt aber unbestritten (vgl. Abb. 15).

1939 veröffentlichte Bolton Untersuchungsergebnisse, nach denen er die Richtung des Blutstromes aus dem Verhalten von

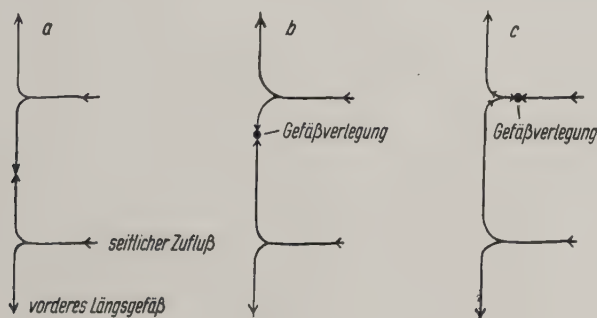


Abb. 15. Schematische Darstellung der Blutstromrichtung (Pfeile) in der A. spinalis anterior  
 a) Normales Verhalten  
 b) Verhalten bei Verlegung der A. spinalis anterior  
 c) Verhalten bei Verlegung einer A. radicularis anterior

Injektionsmassen ermitteln wollte. Sieht man davon ab, daß Celloidin in Aceton bzw. „indian ink“ in Formol kein Blut ist, so darf man die Durchführung einer Injektion von Blutgefäßen von einer oder zwei Stellen (gleichzeitig) aus nicht als einen Modellversuch für die normale Zirkulation betrachten, die von mehreren Zuflüssen und damit von mehreren Druckkomponenten bestimmt wird. An Einzelheiten der Versuchsdurchführungen wäre noch mancherlei Kritik zu üben, doch soll hier lediglich das Ergebnis interessieren, zu dem Bolton gelangte:

„In summarizing and reviewing the results of injection of the arterial spinal cord it is clear that in every case the usual direction of blood flow in the anterior spinal artery was apparently from above downwards. . . . On the posterior surface, however, the vascular supply appeared to be entirely different. All the experiments showed that down to the level of the lower cervical or upper thoracic segments the flow was from above downwards. . . . At lower levels of the cord, however, the direction of flow seemed to be in the opposite direction.“

Dieses Ergebnis ist sicher falsch und nicht dazu angetan, die Ausführungen Adamkiewiczs zu erschüttern. Kalm (1953) entwickelte noch andere Anschauungen, die aber auf keine eigenen Beobachtungen zurückgehen und ebenso wie die Boltons abgelehnt werden müssen.

Die Arbeitshypothese der Kliniker, die eine Grenzzone der Blutversorgung im oberen Brustmark annehmen, wird auch nach Betrachtung der Teilströmchentheorie Adamkiewiczs nicht wahrscheinlicher; denn wenn man die Zirkulation in den großen Längsgefäßen als ein Mosaik von Partialströmen ansieht und die Möglichkeit von Kompensationsleistungen anerkennt, dann kann man von der von den Klinikern (Bartsch, Zülch u. a.) vertretenen Ansicht nicht überzeugt sein.

### E. Zusammenfassung und Schluß

An 17 Präparaten sind die Arterien des Rückenmarkes untersucht worden. In der Darstellung dieser Verhältnisse sind besonders die den Kliniker interessierenden Probleme hervorgehoben worden. So wurden die hinsichtlich ihrer Häufigkeit sehr umstrittenen Vorderwurzelgefäße besprochen und aus eigenen Untersuchungen neue Zahlen angeführt, die mit denen Adamkiewiczs (1882) und Kadyis (1886) übereinstimmen und die verhindern sollen, daß die

Menge dieser wichtigen seitlichen Zuflüsse unterschätzt wird. Man darf mit durchschnittlich sechs bis acht Vorderwurzelarterien rechnen, und es ist nicht nötig, wie es in verschiedenen klinischen Arbeiten getan wurde, ihre Zahl bei pathophysiologischen Erörterungen niedriger anzusetzen.

Ebenfalls im Gegensatz zu gewissen Ansichten verschiedener Kliniker wurde die Einheitlichkeit des Versorgungssystems des Rückenmarkes auf Grund der drei großen Längsanastomosen betont und das Bestehen einer Grenzzone im oberen Brustmark bestritten. Erst die Gefäße innerhalb der Rückenmarkssubstanz sind als Endarterien anzusehen, während an der Oberfläche des Rückenmarkes engmaschige Anastomosennetze für die erforderliche Verteilung des Blutes zu sorgen imstande sind.

Die durch ein Mißverstehen Adamkiewiczs (1882) in neuerer Zeit angenommenen segmentalen, das Rückenmark kreisförmig umgreifenden Ringgefäße gibt es nicht. Derartige Gebilde konnten am eigenen Material in keinem Falle nachgewiesen werden.

Nach dieser Zusammenstellung der wichtigsten Punkte soll ein Schema der oberflächlichen Rückenmarksarterien mitgeteilt werden, wie es entsteht, wenn das Gefäßnetz wie ein Zylindermantel senkrecht aufgeschnitten und in die Ebene ausgerollt wird (vgl. Abb. 16).

Das angeführte Schema bietet einen Eindruck, wie man ihn bei Betrachtung der Verhältnisse am oberen und mittleren Brustmark gewinnt. Der Halsbereich ist durch mehr Zuflüsse und eine reichlichere Inselbildung gekennzeichnet, während am unteren Brustmark sowie am Lendenteil die *A. radicularis magna* und die stärkere Ausbildung der hinteren Längsanastomosen (*Aa. spinales posterolaterales*) auffallen (Roll). Somit ist es möglich, aus der Anordnung der Arterien auf den entsprechenden Abschnitt des Rückenmarkes zu schließen. Es ist sehr schwer zu sagen, inwieweit diese Unterschiede des Gefäßsystems, die schließlich zu Unterschieden in der Durchblutung führen, entwicklungsgeschichtlich bedingt und damit auf eine optimale Leistung ausgerichtet sind. Darum soll an dieser Stelle auf die funktionelle Bedeutung dieser Verhältnisse nicht eingegangen werden.

Die Sorge des Klinikers, die Blutversorgung des Rückenmarkes sei wegen der Reduktion der ursprünglich segmental vorhandenen seitlichen Zuflüsse ungenügend, kann als unbegründet angesehen

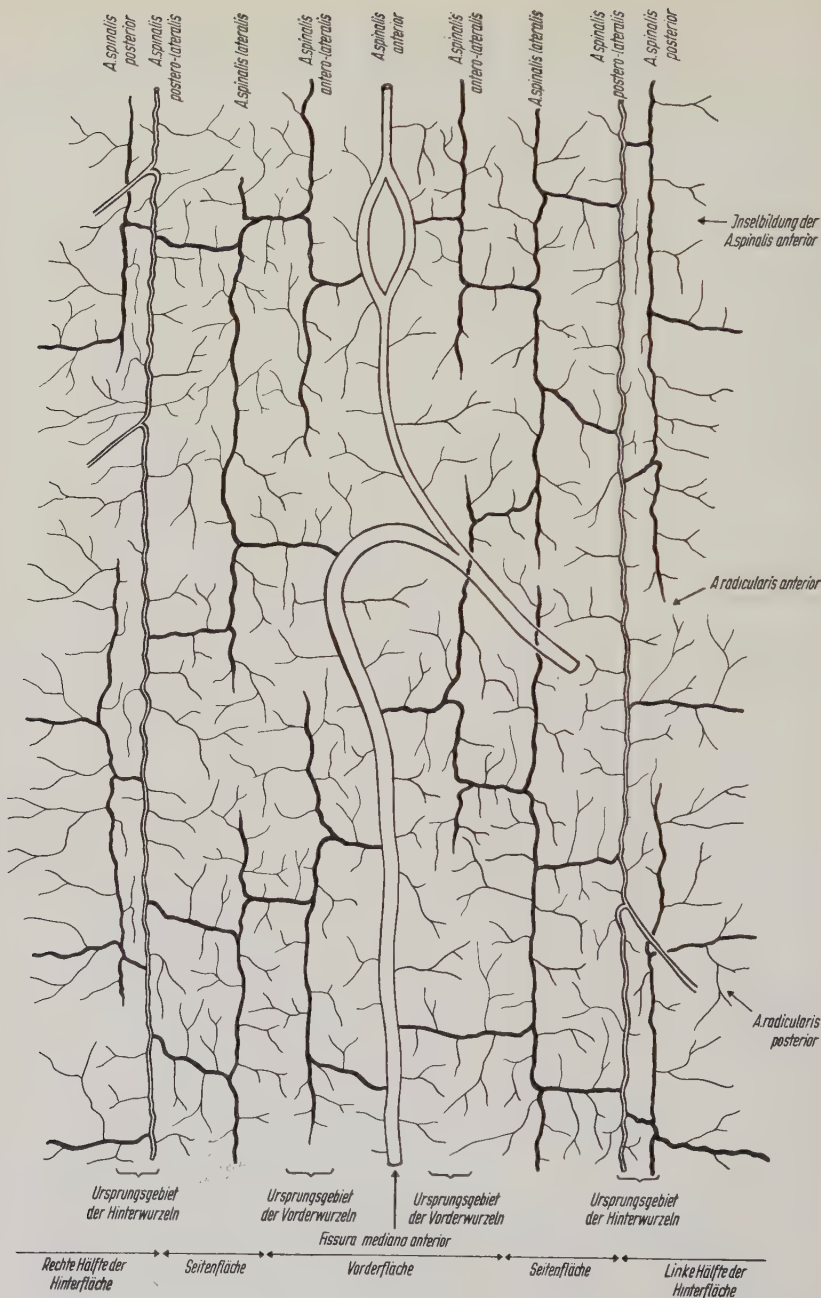


Abb. 16. Das Gefäßnetz an der Rückenmarksoberfläche (nach Ausbreitung in die Ebene). Dargestellt wurden einige Segmente des oberen Brustmarkes. — Die kleinsten der dargestellten Gefäße erheben keinen Anspruch auf eine naturgetreue Wiedergabe, sie sollen vielmehr der Andeutung natürlicher Verhältnisse dienen



werden. Der Prozeß der Reduktion ist im allgemeinen ökonomischen Prinzip des Organismus begründet. Trotzdem besteht bei Gefäßausfällen durch Verlegung oder Kompression des Lumens oder durch sonstige Störungen die Möglichkeit der Kompensation von anderen seitlichen Zuflüssen her, da die Gefäße der Rückenmarksoberfläche keine Endarterien sind, sondern in vielseitiger anastomotischer Verbindung zueinander stehen: Die A. spinalis anterior dient sogar bei der Aortenisthmusstenose als Kollateralgefäß zwischen oberer und unterer Körperhälfte (Christian und Noder 1954).

Damit sollen aber keinesfalls die Befunde bestritten werden, die eine Durchblutungsstörung am Rückenmark einwandfrei nachweisen; sondern es soll vor der falschen Annahme gewarnt werden, das Rückenmark für ein Organ zu halten, dessen Blutbedarf schon unter normalen Verhältnissen nur in minimalem Umfang gedeckt wird. Zur Klärung dieses klinischen Problems kann nur die autoptische Untersuchung der wichtigen Rückenmarksarterien bei solchen Krankheitsfällen führen, deren neurologische Symptomatik auf eine Durchblutungsstörung des Rückenmarkes hinweist.

Abschließend soll ein wichtiger Abschnitt aus Kadyis Werk zitiert werden, der bereits 1886 betont hatte, daß das Rückenmark nicht ungenügend mit Blut versorgt werde, und der in einem Beispiel damals bereits den Vergleich mit den „letzten Bewässerungswiesen“ ad absurdum führte:

„Aus dem Verhalten der zuführenden Stämmchen darf man keineswegs den Schluß ziehen, daß die obere Brustgegend des Rückenmarkes oder sonst ein Teil desselben in bezug auf seine Vascularisation im Vergleiche mit anderen Teilen zurückgesetzt oder gar in einer unzureichenden Weise vascularisiert ist. Es wird wohl niemandem einfallen anzunehmen, daß z. B. jene Partien des Nierenparenchyms, welche weiter entfernt sich vom Hilus befinden, schlechter vascularisiert seien als jene, welche an die Eintrittsstelle der A. renalis unmittelbar anstoßen. Es mag wohl die ungleichmäßige Verteilung der zum Rückenmarke tretenden Arterien auf die verschiedenen Abschnitte dieses Organs ein interessantes morphologisches Problem abgeben — für die Ernährung der einzelnen Partien des Rückenmarkes kann sie keinen Einfluß haben.“

## F. Schrifttum

Adamkiewicz, Albert: Die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarkes. Berichte der Kaiserlichen Akademie zu Wien. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. **84**, 469, Wien 1882. — Anseroff, N. I.: Zur Anatomie der das Rückenmark, die Intervertebralganglien und die sympathischen Ganglien versorgenden Arterien. Inaug. Diss. Rostow (Don) 1922. — Anseroff, N. I.: Die Arterien des Rückenmarks, der Intervertebralganglien und der sympathischen Ganglien. Rostow (Don) („Medic. Mysl.“) 1922: Vorl. Mitt. — Anseroff, N. I.: Die Arterien der Wirbelsäule des Menschen. *Z. Anat.* **105** (1936) 562. — Avicenna (zit. nach v. Haller). — Bartsch, Wolfgang: Frühstadien der spinalen Mangeldurchblutung. *Der Nervenarzt* **25** (1954) 481. — Benninghoff, Alfred: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. III. Band, III. Aufl. Verlag Urban & Schwarzenberg, München-Berlin 1950. — Böhmig, Richard: Die Blutversorgung der Wirbelbandscheiben, das Verhalten des intervertebralen Chordasegments und die Bedeutung beider für die Bandscheibendegeneration. Zugleich ein Beitrag zur enchondralen Ossifikation der Wirbelkörper. *Arch. klin. Chir.* **158** (1930) 374. — Bolton, B.: The Blood Supply of the Human Spinal Cord. *Journal of Neurology and Psychiatry.* **2** (1939) 137. — Christian, P., und A. Noder: *Z. Kreislauforsch.* **43** (1954) 125. — Cruveilhier (zit. nach Tanon). — Duret, H.: Sur la distribution des artères nourricières du bulbe rachidiens. *Archives de physiologie* **5** (1873) 97. — Ferguson, W. Richard: Some Observations on the Circulation in Foetal and Infant Spines. *Journal of Bone and Joint Surgery.* **32** (1950) 640. — Forssmann, Gösta und Ture Petrén: Die arterielle Versorgung der Brustwirbelkörper. *Anat. Anz.* **88** (1939) 167. — Haller, Albrecht von: *Elementa physiologiae corporis humani*. Lausanne 1762. — Henle (zit. nach Adamkiewicz). — Hofmann, Max: Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. *Zschr. Morph. Anthropol.* **2** (1900) 247. — Hyrtl, J.: Die Corrosionsanatomie und ihre Ergebnisse. Wien 1873. — Kadyi, Heinrich: Über die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarkes. Lemberg 1886. — Kalm, H.: Über Entstehung und Lokalisation der Querschnittslähmung. *Dtsch. Zschr. Nervenheilk.* **170** (1953) 261. — Mettler, Fred A.: *Neuroanatomy*. St. Louis 1948. — Rauber-Kopsch: Lehrbuch und Atlas der Anatomie. II. Band, XVII. Aufl. Verl. Georg Thieme, Leipzig 1948. — Roll, Dieter: Über die Arterien der Pars caudalis des menschlichen Rückenmarkes und das Vorkommen arterio-venöser Anastomosen im Stromgebiet der A. radicularis magna. *Morph. Jb.* **99** H. 3 (1958) 425—454. — Schneider, Max: *Kreislauf und Gehirn*. Heidelberg 1951. — Sieglbauer, F.: Lehrbuch der normalen Anatomie des Menschen. III. Aufl. Verl. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1935. — Solotuchin, A. S.: Die Blutversorgung der Wirbelsäule des Menschen. *Fortschr. Röntgenstr.* **47** (1933) 175. — Suh, T. H., and Leo Alexander: Vascular System of the Human Spinal Cord. *Archives of Neurology and Psychiatry.* **41** (1939) 659. — Swammerdam, J. (zit. nach Hyrtl). — Tanon, Louis: *Les artères de la moelle dorso-lombaire*. Paris 1908. — Testut, A. et A. Latarjet: *Traité d'Anatomie Humaine*. 9. Aufl., Bd. 2, Paris 1948. — Trosta-

netzky, M. M.: Die Gefäße des Rückenmarks und dessen Hüllen. Vorl. Mitt. in: Ekaterinoslawsky Med. J. **9** (1924) 448. — Vieussens, R.: Neurografia universalis. Liber II. Frankfurth 1690. — Willis, Theodore A.: Nutrient Arteries of the Vertebral Bodies. Journal of Bone and Joint Surgery. **31** (1949) 538. — Ziehen, Th.: Zentralnervensystem. — In K. v. Bardeleben: Handbuch der Anatomie des Menschen. 4. Bd. Jena 1899. — Zillinger, Gerrit: Wenig bekannte Besonderheiten über die spinale arterielle Blutversorgung — Hinweise auf ihre klinische Bedeutung. Neuralmedizin **4** (1955) 203. — Zülch, K. J.: Neue Befunde und Deutungen aus der Gefäßpathologie des Hirns und Rückenmarks. Zbl. allg. Path. **90** (1953) 402. — Zülch, K. J.: Mangeldurchblutung an der Grenzzone zweier Gefäßgebiete als Ursache bisher ungeklärter Rückenmarksschädigungen. Dtsch. Zschr. Nervenhk. **172** (1954) 81. — Zülch, K. J.: Vortrag vor der Medizinischen Gesellschaft Berlin am 20. 7. 1955. Referat Medizinische Klinik **52** (1955) 2212.

## Der Thymus von *Sicyases sanguineus* Müller und Troschel<sup>1</sup>

### 1. Mitteilung:

#### Durch Thymektomie bewirkte Veränderung der Körperform

Von

A. Lieber

Mit 1 Farbtafel, 18 Abbildungen und 11 Tabellen

(Eingegangen am 24. Oktober 1957)

Die dieser Veröffentlichung zugrunde liegenden Versuche wurden von meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. J. W. Harms, 1955/56 an der Meeresbiologischen Station der Universität Santiago de Chile in Montemar (bei Viña del Mar) durchgeführt. Leider war es J. W. Harms nicht mehr vergönnt, das gewonnene reiche Untersuchungsmaterial selbst zu Ende auszuwerten. Mitten in seiner Arbeit rief ihn der Tod am 2. Oktober 1956 ab.

Die Deutsche Ibero-Amerika-Stiftung und die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglichten uns in dankenswerter Weise die Durchführung des Forschungsvorhabens.

Besonderen Dank schulden wir dem Rektor der Universität Santiago de Chile, Herrn Prof. Gómez Millas, und dem Direktor der Meeresbiologischen Station in Montemar, Herrn Prof. Dr. Yañez, sowie seinen Mitarbeitern für ihre großzügige Hilfe.

Ich danke der Deutschen Forschungsgemeinschaft, daß sie mir weiterhin die Möglichkeit gab, die von J. W. Harms begonnenen Untersuchungen in seinem Sinne zu einem Abschluß zu bringen.

Ich danke ferner Herrn Prof. Dr. Niessing, Direktor des Anatomischen Instituts der Universität Marburg, daß er mir nicht nur alle Arbeitsmöglichkeiten in seinem Institut bot, sondern auch die Leitung der Forschungsaufgabe übernahm und mir beratend zur Seite stand.

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.



### Fragestellung

In mehr als zehnjähriger experimenteller Arbeit hat sich Harms mit dem bis heute noch ungelösten Thymusproblem beschäftigt (Publikationen: 1948—1957). An einem günstigen Objekt, den glasklaren Larven von *Xenopus laevis* Daudin, führte er zunächst die restlose Exstirpation der mit einem schwarzen Pigmentmantel umgebenen Thyemen durch. Er konnte dabei nachweisen, daß der Thymus eine wichtige morphogenetische Rolle spielt, da bei den thymektomierten Tieren nach der Metamorphose schwere Ausfallserscheinungen auftraten (Wachstumshemmung, Untergewicht, Rachitis sowie starke Schilddrüsenentartung, Veränderungen an der Hypophyse und Hemmung der Keimzellentwicklung, besonders in den Hoden) (1948 und 1952). Um die noch strittige Frage zu beantworten, ob der Thymus als inkretorisches Organ anzusehen ist, nahm Harms (1952) weiterhin Autotransplantationen des exstirpierten Thymus beim jugendlichen *Xenopus laevis* während und kurz nach der Metamorphose vor und stellte fest, daß keine Ausfallserscheinungen auftraten, da der Thymus an ortsfremder Stelle, mit neugebildeten Gefäßen und Nerven versorgt, seine normale Funktion ausüben konnte. Auch durch Implantation von langsam resorbierbaren Tabletten aus juvenilem Säugerthymus, deren Gaben zum Zwecke einer Dauerwirkung wiederholt wurden, gelang es ihm, die Ausfallserscheinungen der Thymektomie bei *Xenopus* vollständig zu verhindern (1955). Harms hatte somit bei *Xenopus laevis* Daudin den seit Berthold (1849) als klassisch geltenden Beweis für die Existenz eines inkretorischen Organs erbracht. Dabei blieb allerdings die Frage noch unbeantwortet, ob der Thymus nicht noch andere Aufgaben, etwa im Stoffwechsel oder bei der Lymphocytenbildung, zu erfüllen hat. Es ist dabei vor allem an eine Beeinflussung des Calcium- und Phosphorstoffwechsels auf Grund abnormer Skelettbefunde zu denken.

Bekanntlich gilt die Regulierung des Calcium-Phosphorhaushaltes als die wichtigste Aufgabe des Parathormons. Harms nahm nun an, daß bei epithelkörperlosen Formen der Thymus auch die Wirkung der Epithelkörperchen besitzt. Er hielt es daher für wichtig, seine experimentellen Untersuchungen zum Thymusproblem auf epithelkörperfreie Formen auszudehnen, um hier durch frühe Exstirpation des Thymus seine morphogenetische Wirkung und seine eventuelle Bedeutung im Calcium-Phosphorstoffwechsel zu prüfen. In der Chordatenreihe tritt der Thymus erstmalig bei den Fischen auf.

Ihnen fehlen noch die Epithelkörper. Somit sind sie für die dargelegte Fragestellung das geeignete Untersuchungsobjekt.

Weiterhin interessierte Harms in Parallele zu seinen Thymektomieversuchen die Auswirkung der akzidentellen Thymusinvolution durch Hunger.

### Biologie von *Sicyases sanguineus* Müller und Troschel

Als Versuchstiere waren zunächst die Haifische vorgesehen, da bei den einheimischen Knochenfischen der Thymus so wenig gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt ist, daß es unmöglich ist, ihn vollständig zu exstirpieren. Doch stellte es sich heraus, daß auch bei den Haien aus demselben Grunde eine exakte Thymusexstirpation nicht in Frage kam, abgesehen davon, daß sie sich trotz günstigster Bedingungen in der Meeresbiologischen Station der Universität Santiago de Chile in Montemar (bei Viña del Mar) nur kurze Zeit in Gefangenschaft halten ließen, da sie nicht an das Futter gingen.

Nun gibt es aber in der litoralen Felszone des Pazifik an der chilenischen Küste zwischen Arica (18° 29' südl. Breite) und Talcahuano (36° südl. Breite), d. h. im Bereich des aus der Antarktis kommenden Humboldt- oder Perustromes, einen interessanten Teleosteer aus der Familie der Gobiesociden, *Sicyases sanguineus* Müller und Troschel („Peje sapo común“, Krötenfisch), der sich für die Thymektomieversuche als ausgezeichnet geeignet erwies. Er lebt in dieser Zone bei Wassertemperaturen zwischen +11° und 19° C und einem Wasser-Salzgehalt von 34 bis 34,5‰ in einer Gemeinschaft von Fischen, die teils aus den kalten antarktischen, teils aus den wärmeren, nördlichen Gewässern eingewandert sind. *Sicyases sanguineus* gehört zur Gruppe der thermophilen, subtropischen, von Norden eingewanderten Formen, denn er kommt auch in Peru vor. Seinem weiteren Vordringen nach Süden über Talcahuano hinaus wird durch eine hier aus der Tiefe des Pazifik kommende kalte Aufwärtsströmung eine ökologische Barriere gesetzt (Mann, 1954).

Innerhalb dieses Verbreitungsgebietes ist die Brandungszone der Biotop von *Sicyases sanguineus*, wo nur speziell angepaßte Formen leben können, die sich entweder in Felsspalten verstecken oder an den Felsen festheften können. Wir sahen oft mehr als 20 dieser Fische an einer senkrechten Felswand dicht bei der Meeresbiologischen Station in Montemar kleben. Sie sind dazu durch den

Besitz einer großen ventralen Haftscheibe befähigt, deren Saugkraft so stark ist, daß man größere Tiere nicht mit der Hand lösen kann, sondern dazu schon eine dünne Metallplatte unter die Haftscheibe schieben muß.

Die Haftscheibe ist für alle Klebefische charakteristisch (Familie der Gobiesociden, Ordnung der Xenopterygier). Sie wird von den Brust- und Bauchflossen gebildet, wobei ihre paarige Anlage in der Entwicklung noch deutlich erkennbar ist (Abb. 1). Im ausgebildeten



Abb. 1. Drei Entwicklungsstadien von *Sicyases sanguineus*, welche die Bildung der Haftscheibe aus den Brust- und Bauchflossen zeigen. In a und b sind die Bauchflossen noch getrennt, in c in der Mediane bereits verwachsen (a = 2 cm; b = 2,2 cm; c = 2,6 cm lang). 3 × nat. Gr. (gez von N. Aguirre)

Zustand ist sie ein rundliches Organ, das sich vom Hyoidbogen bis dicht an die Afterregion erstreckt (s. Abb. 5b). Ein zarter Flossensaum bildet die äußere Begrenzung des freien Haftscheibenrandes. Die Oberfläche der Haftscheibe ist nicht glatt, sondern besitzt mehrere polsterartige, plattenförmige Erhebungen, die wiederum aus vielen kleinen, runden papillenartigen Bildungen zusammengesetzt sind (s. Abb. 5b). Das zylindrische Epithel der letzteren ist von einer zellfreien kutikularen Schicht bedeckt. Diese zeigt eine in der Längsachse der zylindrischen Epidermiszellen verlaufende und senkrecht zur Oberfläche gerichtete streifige Struktur, ähnlich

dem Schmelz des Zahnes, der ja gleichfalls eine kutikulare Bildung ist. In tangentialer Richtung sind mehrere Schichten zu erkennen, die für eine periodisch erfolgte Ausscheidung sprechen. Die ganze Ausbildung der Papillen scheint geeignet zu sein, die Saugwirkung der Haftscheibe zu verstärken.

Nach Briggs (1955) bilden die stark modifizierten Knochen des Schulter- und Beckengürtels die feste Stütze der Haftscheibe, wobei der Beckengürtel hauptsächlich die mittlere vordere Partie sowie den Teil an der Peripherie stützt, der aus den vier ventralen Flossenstrahlen gebildet wird. Dahinter vervollständigen zwei große Knochen, die als Teile des Postcleithrum identifiziert wurden, die feste Basis (s. Abb. 18).

Außer dieser Haftscheibe zeigt *Sicyases sanguineus* noch eine weitere Anpassung an das Leben in der Brandungszone, indem sein Vorderkörper verbreitert und abgeplattet ist, was ihm den chilenischen Vulgärnamen „Peje sapo común“ (Krötenfisch) eingebracht hat. Auch ist er sehr widerstandsfähig und daher besonders gut für biologische Experimente geeignet. So haben wir ein Tier 12 Tage lang in einer feuchten Kammer halten können, auf deren Boden sich mit Seewasser gut durchtränkte Mullgaze befand. Dieses Tier verhielt sich zwar ganz ruhig, fühlte sich aber offenbar wohl, da es täglich eine zertrümmerte Muschel fraß. Als es am Ende des Versuchs wieder in ein Seewasserbecken gebracht wurde, schwamm es munter davon und setzte sich an der Wand fest, verhielt sich also ganz normal. Dieser Versuch zeigte also, daß *Sicyases* mit alleiniger Luftatmung existieren kann, ohne Schaden zu nehmen. Nur gegen Sauerstoffmangel ist er sehr empfindlich. Dieses ist verständlich, weil der Fisch in der Brandungszone lebt, in der das Wasser außerordentlich sauerstoffhaltig ist.

Die Farbe von *Sicyases sanguineus* ist abhängig von dem Untergrund, auf dem er sich befindet. Es wechseln auf der Dorsalseite chagrinartig dunkelbraune, grüne und rote Flecken und Bänder untereinander ab. Auf heller Unterlage erscheint er bunt und hell, wie das Abbildung 2 (nach dem Leben gezeichnet) darstellt. Auf dunklem Untergrund wird der Fisch dunkelbraun bis nahezu schwarz. Seine Ventralseite ist hellgefärbt.

Die Nahrung findet *Sicyases sanguineus* auf den Felsen, die mit verschiedenen Algen bewachsen sind. Mit seinen wohlausgebildeten Schneidezähnen im Ober- und Unterkiefer — er gehört zu den Teleosteen, die ein heterodontes Gebiß haben — grast er eifrig den







kleinen Algenbewuchs ab und nimmt dabei neben Sandkörnern und kleinen Steinen Kleintiere, wie Anneliden, Krebse, Muscheln und Schnecken, insbesondere Chitonen, auf, die seine eigentliche Nahrung darstellen. Im Darminhalt fanden sich nach Untersuchungen von Prof. Etcheverry, dem Leiter der Botanischen Abteilung der Meeresbiologischen Station in Montemar, folgende Algen: *Ulva lactuca*, *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Enteromorpha* und *Porphyra columbina*. Verdaut werden jedoch nur die Beutetiere, wie die Untersuchungen des wurstförmigen Kotes ergaben.

Die Augen von *Sicyases* sind sehr groß und vorstehend (Abb. 3), sie können sich interessanterweise unabhängig voneinander unter einer hellen Brille bewegen, was mit einer Lupe gut zu beobachten ist.

Die Geschlechter sind leicht an der Urogenitalpapille zu unterscheiden, die klein und unscheinbar beim Weibchen und groß beim Männchen ist. Sie hat hier eine penisartige, spitzkegelige Form.

Die Entwicklung ist noch unbekannt. Wahrscheinlich sind die Weibchen ovovivipar. Vermutlich werden die Eier an Klebefäden in Felsspalten befestigt, ähnlich wie das von *Lepadogaster*, der auch zur Ordnung der Xenopterygier gehört, bekannt ist. Die jüngsten Stadien, die wir Ende Dezember 1955 beobachten konnten, waren 2 cm lang (Abb. 1a). Wahrscheinlich währt die Laichperiode von September bis Oktober, was von ansässigen Fischern bestätigt wurde. Allerdings fanden wir bei einem 32,5 cm langen Männchen noch am 14. Januar 1956 im Hoden lebende Spermien, die sich nach Übertragung in Seewasser lebhaft bewegten.

Die kleinsten Tiere fingen wir in Resttümpeln auf dem bei Ebbe wasserfreien Felsplateau, wo sie nur schwer zu erkennen waren, denn sie hatten die Farbe der Grünalgen, welche die Steine bedeckten. Bei Beunruhigung schwimmen sie sehr gewandt. Bei Fischen bis zu einer Länge von etwa 4 cm ist die Haftscheibe noch nicht zu einem funktionstüchtigen Organ ausdifferenziert, die Tiere sitzen daher dem Untergrund nur locker auf. Erst bei einer Länge von 5 bis 6 cm verläßt *Sicyases sanguineus* die Ebbetümpel und heftet sich nun mit seiner Haftscheibe an den Felswänden der Brandungszone fest an. Die maximale Länge beträgt etwa 35 cm. Die Geschlechtsreife tritt bei Tieren von 11 bis 12 cm Länge ein.

Das Alter der verschiedenen Größenstadien von *Sicyases* konnten wir nicht bestimmen. Bekanntlich kann man es aus den Schuppen der Fische erschließen, an denen in jedem Jahr eine Anzahl von

Zuwachsringen entsteht. Menzies (1925) hat bei *Salmo salar* die Struktur der Schuppen von ihrer Entstehung an in den verschiedenen Lebensabschnitten dieses Fisches studiert und interessante Zusammenhänge zwischen der Biologie des Lachses und dem Schuppenbau festgestellt. So wechseln bei *Salmo* unter verschiedenen Umweltbedingungen Perioden geringen Wachstums mit solchen guter und rascher Längenzunahme ab, und diese Fluktuationen spiegeln sich genau in der Anordnung der konzentrischen Jahresringe der Schuppen wider. Der Lachs ist nur bis zum Alter von 4 bis 6 Wochen nach dem Schlüpfen schuppenlos, *Sicyases* dagegen bleibt es zeitlebens, so daß bei ihm die exakte Methode der Altersbestimmung aus den Schuppen entfällt.

### Methodisches

Der Thymus von *Sicyases sanguineus* liegt wie bei allen Teleosteen im hinteren dorsomedialen Teil der Kiemenhöhle dicht dem reichlich mit Becherzellen durchsetzten Kiemenhöhlenepithel an (Abb. 3); im Gegensatz zu den einheimischen Knochenfischen ist er jedoch ein gegen das umgebende Gewebe wohlabgegrenztes, pyramidenförmiges, gelapptes Organ, das eine beträchtliche Größe erreicht. Bei einem Tier von 9,2 cm Länge betrug die Basis  $4 \times 2$  und die Höhe 1 mm, was einem Volumen von etwa 5 bis 6 mm<sup>3</sup> entsprechen würde. Die maximale Größe hat der Thymus nach Harms bei Fischen von 11 bis 12 cm Länge, wenn sie geschlechtsreif werden.

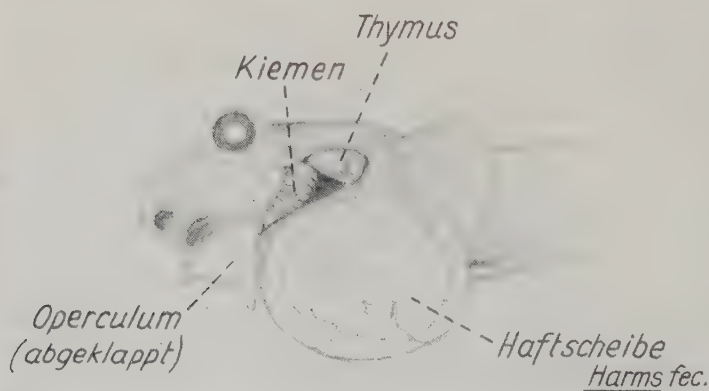


Abb. 3. Kopf-Kiemen-Region eines normalen *Sicyases sanguineus* von 8,8 cm Totallänge. Das Operculum ist abpräpariert und abgeklappt, um die Lage des Thymus zu zeigen



Danach erfolgt rasch eine Involution, die aber nicht so stark ist wie die Pubertätsinvolution bei Säugetieren.

Die Thymusexstirpation gelang Harms bei *Sicyases* relativ leicht, da der Thymus von der hinteren äußeren Kiemenraumöffnung her zugänglich ist. Nach Narkose mit einer 1%igen Lösung von Urethan in Meerwasser wurde der Kiemendeckel mit einer Zwirnsfadenschlinge, die an seinem Dorn befestigt wurde, abgespreizt, darauf wurden die Kiemen durch einen kleinen, in Meerwasser getränkten Wattebausch stillgelegt. Der Thymus konnte nun unter dem Binokular-Mikroskop mit einem scharfen Löffel restlos entfernt werden. Die operierten Tiere erholten sich rasch in ihren Aquarien, die mehrmals täglich mit frischem Meerwasser durchströmt wurden, und gingen auch bald an das Futter: kleine Miesmuscheln (*Mytilus rosarius*), die zertrümmert auf die Bewuchssteine im Aquarium gelegt wurden. Sie fraßen dann übernormal viel und nahmen auch bald an Länge zu.

Harms nahm die Thymusexstirpation bei 80 Exemplaren von *Sicyases sanguineus* vor, deren Totallänge 2,5 bis 13,2 cm betrug. Davon überstanden 15 Tiere bis zu einer Länge von 4 cm nicht den Eingriff. Von den 65 übrigen Tieren waren 45 für die Auswertung der Veränderung der Körperform verwendbar, da noch 20 Fische aus verschiedenen Ursachen nach zu kurzer Versuchsdauer eingegangen waren (z. B. an Gangrän, das zum Teil bis auf das Periost des Schädels vorgeschritten war, und durch vorübergehendes Versagen der Durchströmung in den Aquarien, wogegen sich frisch operierte Tiere als sehr empfindlich erwiesen). Das Material von 45 thymektomierten Tieren liegt der vorliegenden Arbeit zugrunde. Am besten geeignet waren Fische von einer Länge von 4,5 bis 10 cm, die also noch nicht geschlechtsreif waren. Da nach Eintritt der Geschlechtsreife bald eine Involution des Thymus erfolgt, erschienen größere Tiere für unsere Fragestellung als nicht mehr so günstig.

Der Thymus hatte auffallenderweise eine unterschiedliche Konsistenz. Bei Tieren von etwa 5 bis 6,5 cm Totallänge fühlte er sich härter an als bei größeren Fischen.

Die Versuchsdauer wurde verschieden lang bemessen, maximal betrug sie 103 Tage. Die Tiere wurden nach Urethannarkose zum Teil mit Susa, zum Teil mit Bouin und zum Teil mit Formol konserviert und in 80%igem Alkohol aufbewahrt. Zur Kontrolle wurden sowohl frischgefangene als auch in Gefangenschaft gehaltene *Sicyases* konserviert.

Wie die histologische Untersuchung der Thymusregion ergab, waren bei einigen thymektomierten Tieren Anfänge einer Regeneration von Thymusgewebe festzustellen. In einer späteren Mitteilung soll ausführlich darüber berichtet werden.

Zu den Hungerversuchen wurden 13 Tiere von 5,3 bis 12,7 cm Länge in mehrmals täglich mit frischem Meerwasser durchströmte Aquarien gesetzt, aus denen alle Bewuchssteine entfernt worden waren. In verschiedenen Zeitabständen wurden die hungernden Fische in Urethannarkose bei 16-facher binokular-mikroskopischer Vergrößerung auf den Zustand des Thymus hin untersucht. 8 Tiere wurden im Hungerzustand von 12 bis 38 Tagen mit Bouin oder Susa konserviert, die übrigen 5 wurden nach Hungerperioden

zwischen 22 und 32 Tagen wieder gefüttert, um die Regeneration des Thymus nach der akzidentellen Involution zu studieren. Die Fütterungsperiode dauerte 11 bis 25 Tage. In diesem Zeitraum wurden die Tiere mit Bouin oder Susa konserviert.

### Die Änderung der äußeren Körperform

Als äußerlich sofort ins Auge fallende Folge der Thymektomie trat bei allen Tieren ausnahmslos, mehr oder weniger ausgeprägt, eine Formänderung auf. Sie begann nach Beobachtung von Harms an lebenden Fischen bereits 15 Tage nach dem Eingriff. Harms beschrieb die Formänderung folgendermaßen: Die durch ihre breit ausladende Kopf-Kiemen-Region kaulquappenartige Gestalt der Tiere wurde torpedoartig. Die Kopf-Kiemen-Region erschien mehr ausgeglichen und daher gegen die Rumpfregeion weniger abgesetzt als bei den Kontrollen. Die Versuchstiere wirkten dadurch schlank, ohne jedoch mager zu sein. Die breite Schnauze der normalen Tiere wurde spitzer, und ihre Mundöffnung erschien schmaler. Die großen vorstehenden Augen lagen nach der Operation tiefer in der Orbita. Abbildung 4a zeigt diese Formänderung bei einem konservierten *Sicyases* nach einer Versuchsdauer von nur 18 Tagen im Vergleich zu einer Kontrolle. Die Ventralansicht (Abb. 4b) läßt zudem erkennen, daß die Haftscheibe mehr längsoval

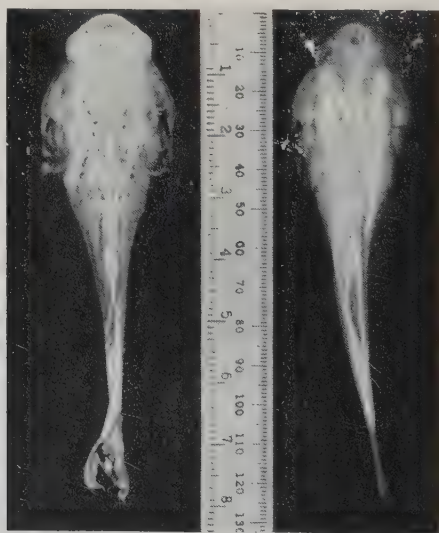


Abb. 4a

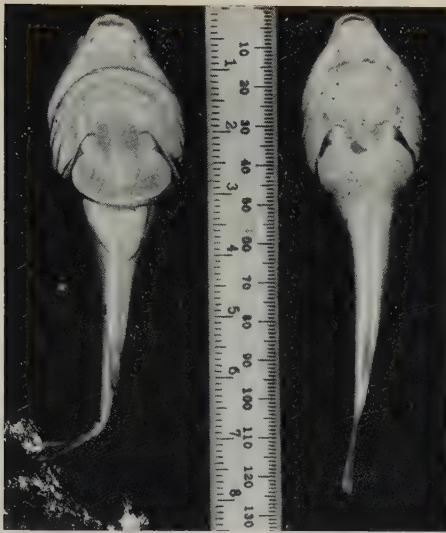


Abb. 4b

Abb. 4. Zwei *Sicyases sanguineus*: links Kontrolltier, rechts Versuchstier, 18 Tage nach Thymektomie.  
a in Dorsalansicht; b in Ventralansicht

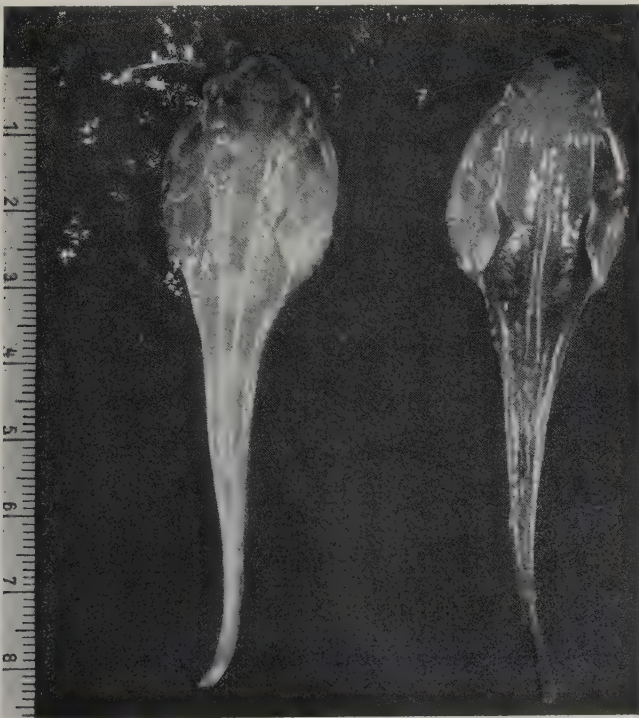


Abb. 5a

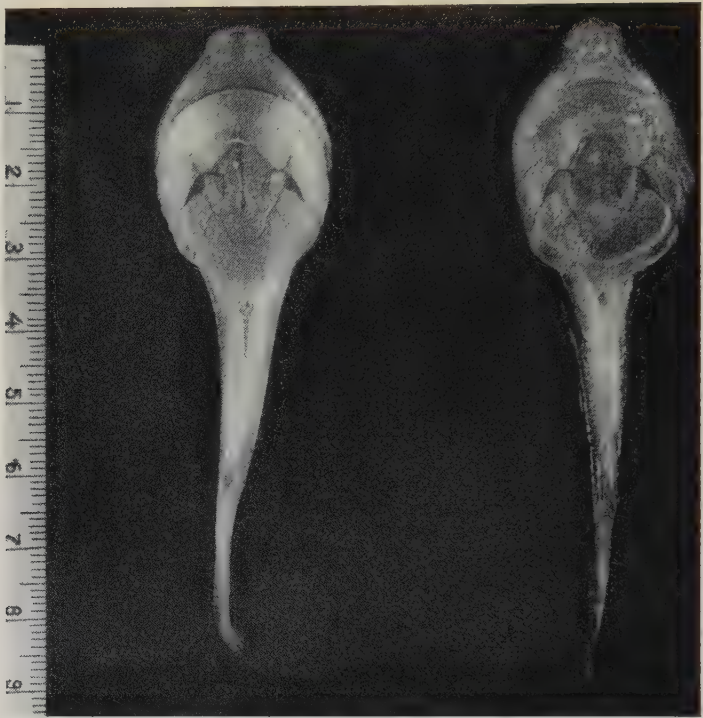


Abb. 5b

Abb. 5. Zwei *Sicyases sanguinei*: links Kontrolltier, rechts Versuchstier, 36 Tage nach Thymektomie  
a in Dorsalansicht; b in Ventralansicht

geworden ist. Sehr deutlich ist die geschilderte Formänderung bei einem konservierten Tier nach einer Versuchsdauer von 36 Tagen ausgeprägt (Abb. 5a, b). Hier fiel auf, daß die Entfernung zwischen dem kaudalen Rand des Hyoidbogens und dem vorderen Haftscheibenrand größer als bei der Kontrolle war (2 mm:0,5 mm). Eine mehr oder weniger starke Vergrößerung dieser Entfernung war bei 34 Tieren zu beobachten.

Die typischen Veränderungen: 1. Torpediform, 2. Zuspitzung der Schnauze, 3. Einsinken der Augen in die Orbita, 4. Verschmälerung der Haftscheibe, 5. Vergrößerung des Abstandes zwischen kaudalem Rand des Hyoidbogens und vorderem Haftscheibenrand fanden sich in gleicher Weise bei weiteren 32 Tieren, deren Länge zwischen 4,4 und 11 cm lag. Es erübrigt sich daher eine weitere Beschreibung, da die Umformungen an zwei typischen Fällen in Abbildung 4 und 5 dargestellt sind.



Im Gegensatz dazu ist bei weiteren vier Tieren, deren Totallänge bei Versuchsbeginn 11,6 bis 13,2 cm betrug, die Torpediform nicht so stark ausgeprägt, obwohl eine lange Versuchsdauer (51 bis 103 Tage) vorlag. Eins dieser vier Tiere ist in Abbildung 6 dargestellt, aus welcher zu ersehen ist, daß die aufgezählten typischen Veränderungen zwar vorhanden, aber weniger ausgeprägt sind. Eine Erklärung für diesen Befund einer schwächeren Reaktion nach Thymektomie trotz langer Versuchsdauer ist wohl darin zu sehen, daß offenbar die morphogenetische Wirkung des Thymus nach Eintritt der Geschlechtsreife in Verbindung mit der Reifeinvolution nachläßt. Die Geschlechtsreife wird bei Tieren von 11 bis 12 cm Totallänge erreicht.

Als günstige Methode, die Formänderung der Fische nach Thymektomie darzustellen, erwies sich die von Harms bereits geplante Anfertigung von Schattenrissen.<sup>1</sup> In Abbildung 7 sind die Umrisse

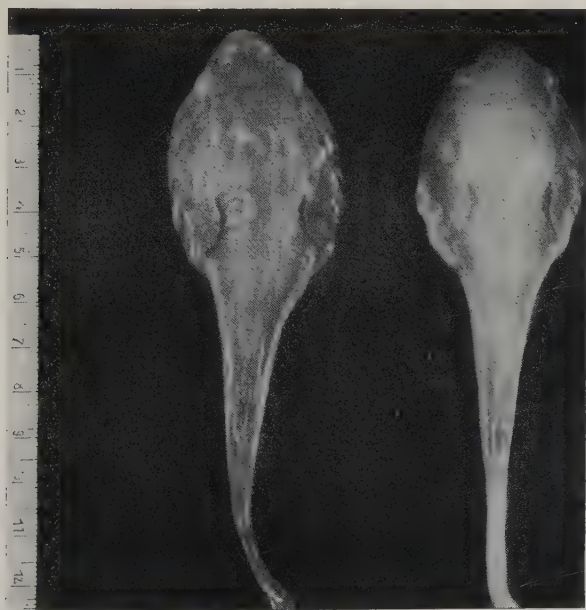


Abb. 6. Zwei *Sicyases sanguineus*: links Versuchstier, 59 Tage nach Thymektomie, rechts Kontrolltier

<sup>1</sup> Bei der Anfertigung der Schattenrisse wurde ein Gehäuse verwendet, in welchem die Lichtquelle in 19 cm Entfernung sich genau senkrecht über dem Objekt befand. Die Objekte lagen auf einer Glasplatte, die über einer Öffnung des Bodens befestigt war. Das Gehäuse stand auf niedrigen Füßen, so daß

zweier mit Bouin konservierter, fast gleich langer Tiere übereinander gezeichnet. Die Umgestaltung zur Torpedoform beim thymektomierten Tier ist deutlich.

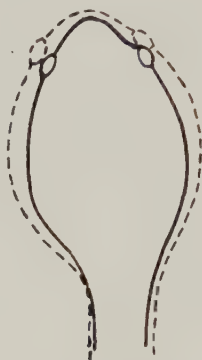


Abb. 7. Umrisse zweier *Sicyases sanguinei*, übereinander gezeichnet. Kontrolltier 8,7 cm lang, gestrichelt; Versuchstier 8,8 cm lang, 55 Tage nach Thymektomie, mit ausgezogener Linie dargestellt

Bei der Betrachtung der Umbildung der Körperform in verschiedenen Stadien der Versuchsdauer läßt sich zeigen, daß in der Zeit vom 18. bis 76. Tage die stärkste Gestaltsveränderung erfolgt. Nach diesem Zeitpunkt, bis zum 90. Tage als dem letzten Vergleichsstadium vor Eintritt der Geschlechtsreife, ist keine weitere einwandfrei nachweisbare Veränderung mehr zu beobachten. Zur Veranschaulichung dienen die in Abbildung 8 durch Umrißzeichnungen dargestellten Tiere: b = 18 Tage, c = 28 Tage, d = 36 Tage, e = 43 Tage, f = 55 Tage, g = 76 Tage, h = 90 Tage nach Thymektomie. Die verschiedene Konservierung als Fehlerquelle kann hierbei vernachlässigt werden.

Zu der eingangs angeschnittenen Frage nach der Auswirkung der Thymusinvolutions bei Hungerzuständen liegen Befunde an 13 Tieren vor. Auch diese Fische sind nicht nur schlank geworden, sondern zeigen auch die für Thymektomie typische Torpedoform, wenn auch nicht maximal ausgeprägt (Abb. 8i).

Die Lebenduntersuchung aller hungernder *Sicyases* in Narkose unter 16facher binokular-mikroskopischer Vergrößerung ergab,

---

die Entfernung zwischen Objekträger und dem darunter liegenden Millimeterpapier nur 13 mm betrug, um scharfe Umrisse zu erhalten. Diese wurden mit einer 1 cm langen Bleistiftmine nachgezogen, die sich abgewinkelt an einem Führungsstab befand.

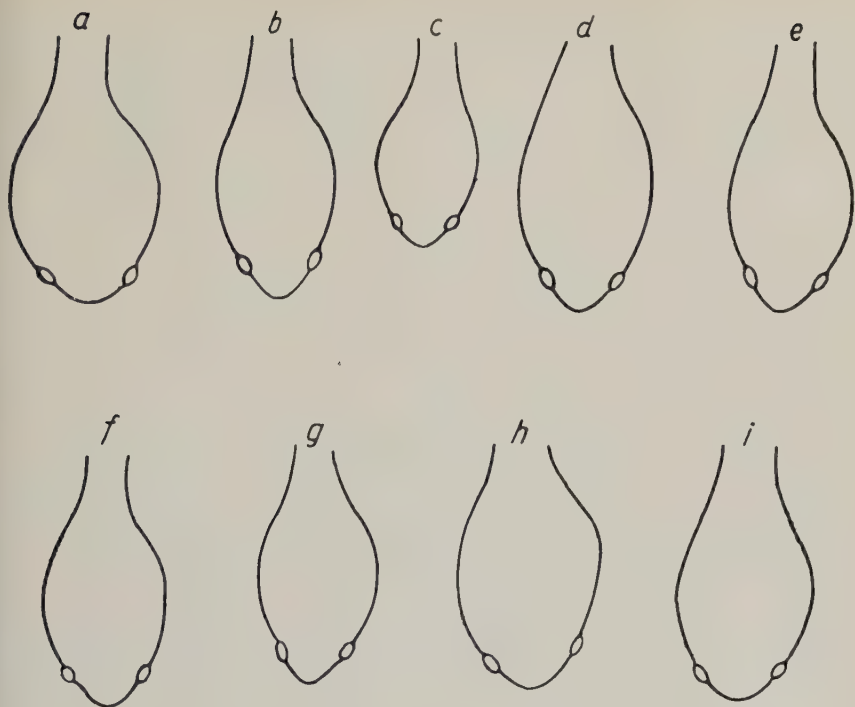


Abb. 8. Umrisszeichnungen von einem Kontrolltier im Vergleich zu 8 Versuchstieren zur Veranschaulichung der Formänderung des vorderen Körperabschnittes

a: Kontrolltier, Totallänge 8,7 cm

b: Versuchstier, Totallänge 7,8 cm, 18 Tage nach Thymektomie

c: Versuchstier, Totallänge 6,8 cm, 28 Tage nach Thymektomie

d: Versuchstier, Totallänge 8,2 cm, 36 Tage nach Thymektomie

e: Versuchstier, Totallänge 8,4 cm, 43 Tage nach Thymektomie

f: Versuchstier, Totallänge 8,8 cm, 55 Tage nach Thymektomie

g: Versuchstier, Totallänge 8,8 cm, 76 Tage nach Thymektomie

h: Versuchstier, Totallänge 8,7 cm, 90 Tage nach Thymektomie

i: nicht thymektomiertes Tier, Totallänge 8,2 cm, nach einer Hungerperiode von 32 Tagen.

Zum Vergleich sei darauf hingewiesen, daß 8a dem Tier der Abb. 7 (gestrichelte Linie),

8b dem Tier rechts der Abb. 4,

8d dem Tier rechts der Abb. 5,

8f dem Tier der Abb. 7 (ausgezogene Linie) entspricht

daß bereits bis zum 12. Tage nach Versuchsbeginn der Thymus eine akzidentelle Involution durchgemacht hat. Die Thyemen waren zu diesem Zeitpunkt schon so klein, daß sie kaum noch zu erkennen waren. Nach einer Hungerperiode von 25 Tagen war von ihnen keine Spur mehr zu sehen. Es trat also durch Hunger bei allen 13 Versuchstieren eine Thymusinvolution ein, die wohl in Beziehung

zur Umgestaltung der äußeren Körperform gesetzt werden kann. Denn ihre Wirkung liegt in gleicher Richtung wie diejenige der Thymektomie, mit dem Unterschied, daß sie etwas schwächer ist als bei Exstirpation des Thymus (Abb. 8). Das ist erklärlich, da bei der Exstirpation des Thymus seine Funktion auf einmal ausgeschaltet wird, während sie durch Hunger wohl allmählich abklingt.

### Analyse der Formänderung<sup>1</sup>

Um die Formumwandlung der thymektomierten und Hungerzuständen unterworfenen Tiere zu analysieren, wurden an ihnen und an Kontrollen Messungen mit der Schieblehre vorgenommen. Zunächst wurden die vergleichenden Messungen und Indexberechnungen nur innerhalb gleich konservierter Tiergruppen durchgeführt, da aber weitgehende Übereinstimmung zwischen den verschiedenen konservierten Gruppen bestand, konnten sie zusammen ausgewertet werden. In Abbildung 9a, b sind die gemessenen Abstände in einem Schema eingetragen.

Bei Lebendbeobachtung der Versuchstiere gewannen wir den Eindruck, als ob bei ihnen die Entfernung zwischen Schnauzenspitze und After im Verhältnis zur Totallänge größer als bei den Kontrollen geworden wäre. Um diese Annahme zu prüfen, wurde die Entfernung zwischen Schnauzenspitze und After in der Mediane gemessen (Abb. 9a<sub>I</sub>) und in Beziehung zur Totallänge (Abb. 9a<sub>II</sub>) der Tiere (von der Schnauzenspitze bis zum Ende der Schwanzflosse) gesetzt (aus Abb. 9a<sub>I/II</sub>).

Um die Formänderungen in Meßwerten ausdrücken zu können, wurden verschiedene Indizes in Beziehung zur Totallänge des Tieres gesetzt. Der Index ist die Zahl, die das Verhältnis zweier gemessener Abstände angibt, z. B.

$$\frac{\text{Abstand: Schnauzenspitze bis After}}{\text{Totallänge}} = \text{Index.}$$

Die Wechselbeziehung zwischen den zwei Faktoren (Indizes und Totallänge) wurde durch den Korrelationskoeffizienten ( $r_{xy}$ ) ausgedrückt. Es betragen in Tabelle A

<sup>1</sup> Die statistische Auswertung der Messungen wurde durch den Professor für medizinisch-biologische Statistik an der Universität Marburg/Lahn, Herrn Dr. Solth, überprüft. Ich möchte ihm an dieser Stelle für seine wertvolle Hilfe herzlich danken.



## Durchschnittswerte

$$M_x \text{ (Totallänge)} = 14,1011$$

$$M_y \text{ (Indizes)} = 0,4842$$

$$r_{xy} = + 0,7689 \pm 0,0399$$

## Relative Streuungswerte

$$C_x = 48,12$$

$$C_y = 8,02$$

Tabelle A: Indizes ( $y$ ), d. h. das Verhältnis der Entfernung zwischen Schnauzenspitze und After zur Totallänge, bezogen auf die Totallänge ( $x$ ) bei 105 lebend gemessenen normalen *Sicyases sanguineus*. Die Zahlen in den Quadraten bedeuten die Anzahl der Tiere

							2
					2		2
	1	1	1	6	10	4	
	1		8	19	11		1
	4	6	15	2			
	4	2	1				
	2						
	0	4,4	8,8	13,2	17,6	22,0	26,4 30,8 cm
	Totallänge (x)						

Auf Grund der Größe dieses Korrelationskoeffizienten besteht also eine ausgeprägte Wechselwirkung zwischen der Totallänge und dem Index der Normaltiere, welcher das Verhältnis der Entfernung zwischen Schnauzenspitze bis After zur Totallänge angibt.

Bei 105 lebenden normalen *Sicyases* zwischen 2,5 und 29 cm Totallänge war durch diese Messungen und Berechnungen festgestellt worden, daß die Indizes bei kleineren Tieren im allgemeinen niedriger als bei großen liegen (Minimum 0,36, Maximum 0,57). Meistens steigen mit der Größenzunahme (Totallänge) der Tiere die Indizes an (Tab. A).

Aus Tabelle A geht hervor, daß die Region zwischen Schnauzenspitze und After stärker wächst als die Schwanzregion.

Würde nun die Formänderung der Versuchstiere auf einer besonderen Streckung des Vorderkörpers beruhen, so müßten die entsprechenden Indizes größer als die der Kontrollen sein. Sie wichen aber nicht (Abb. 10 und Tab. B) von den Werten normaler Tiere ab.

Die Zunahme des Abstandes zwischen dem kaudalen Rand des Hyoidbogens und dem vorderen Rand der Haftscheibe in der Medianebene bei den Versuchstieren ist zu gering,

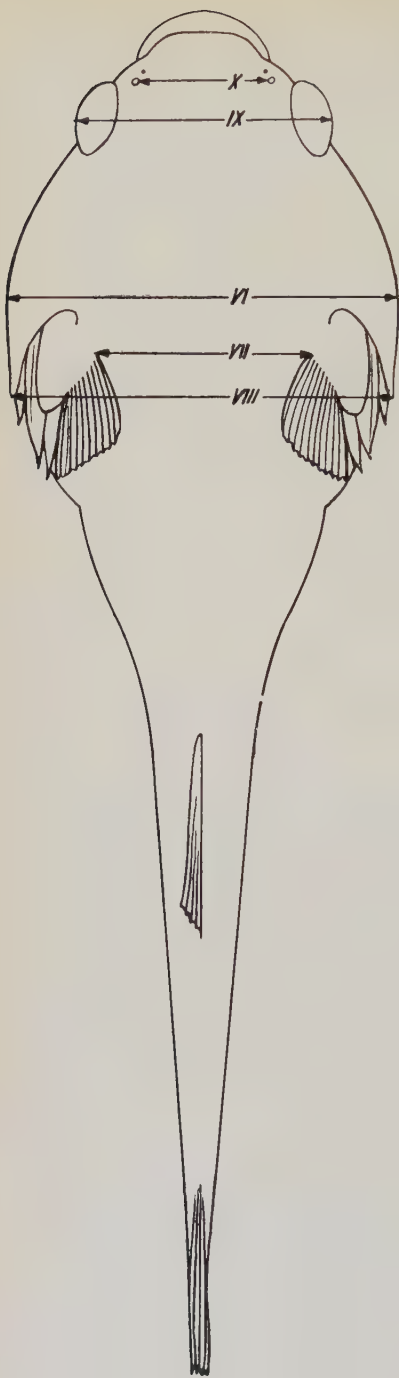


Abb. 9 b

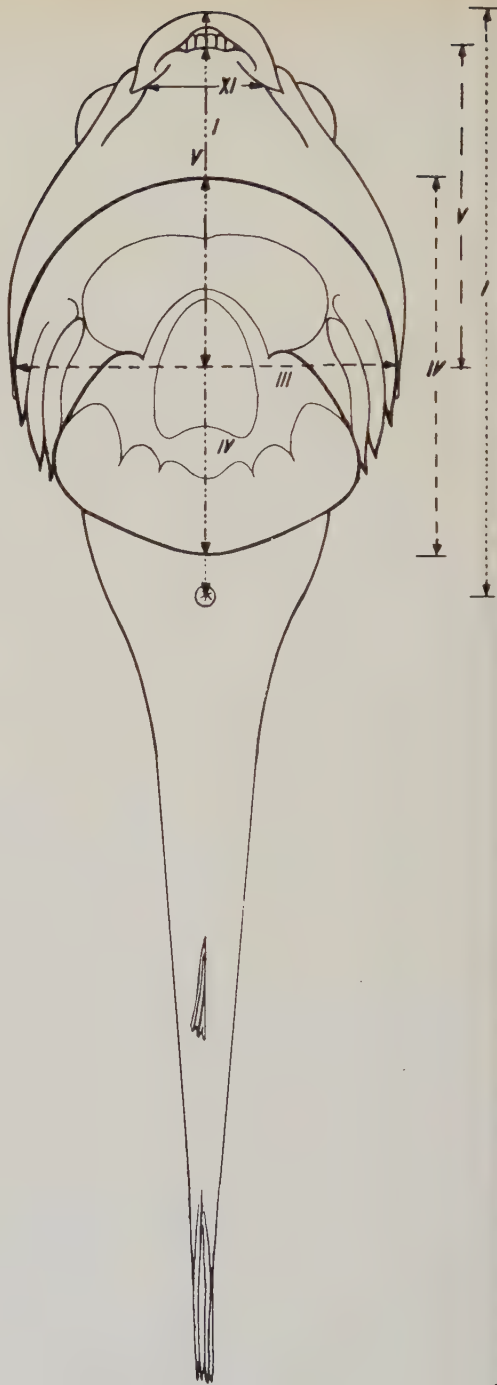


Abb. 9 a

um auf die Indizes von Länge des Vorderkörpers zur Totallänge verändernd einzuwirken.

Tabelle B<sup>1</sup>

	<i>n</i>	$M \pm \sigma_M$	<i>t</i>
Kontrollen	32	$0,441 \pm 0,004$	} 0,28 } 0,52
Thymektomierte Tiere	31	$0,439 \pm 0,006$	
Hungernde Tiere	11	$0,419 \pm 0,0421$	

Weiterhin wurde noch die Entfernung von der Mitte der Haftscheibe bis zur Unterkieferspitze (Abb. 9a<sub>v</sub>) in Relation zur Totallänge der Tiere gemessen, aber auch diese Indizes ergaben keinen wesentlichen Unterschied zwischen Kontrollen und Versuchstieren (Tab. C).

Tabelle C

	<i>n</i>	$M \pm \sigma_M$	<i>t</i>
Kontrollen	23	$0,2337 \pm 0,0022$	} 0,67 } 1,35
Thymektomierte Tiere	25	$0,2312 \pm 0,0030$	
Hungernde Tiere	11	$0,2271 \pm 0,0044$	

Hingegen gab es an der Haftscheibe, deren feste Basis ja durch Knochen des Schulter- und Beckengürtels gebildet wird, deutliche Veränderungen bei den thymektomierten und Hungerzuständen unterworfenen Fischen gegenüber den Kontrolltieren. Während bei normalen Tieren das Verhältnis von Querdurchmesser zu Längsdurchmesser (Abb. 9a<sub>III/IV</sub>) 1:1 ist,

(Erläuterungen zu Seite 514, Abb. 9a und 9b)

Abb. 9a. Schema eines *Sicyases*, um die gemessenen Abstände auf der Ventralseite zu zeigen. I = Entfernung zwischen Schnauzenspitze und After; II = Totallänge; III = Querdurchmesser der Haftscheibe; IV = Längsdurchmesser der Haftscheibe; V = Entfernung vom Haftscheibenmittelpunkt bis zur Unterkieferspitze; XI = Abstand der Mundwinkel

Abb. 9b. Schema eines *Sicyases*, um die gemessenen Abstände auf der Dorsalseite zu zeigen. VI = größte Körperbreite; VII = Abstand zwischen den paarigen „Dorsalflossen“; VIII = Abstand der Dorne an den Kiemendeckeln; IX = Augenabstand; X = Abstand zwischen den hinteren Nasenöffnungen

<sup>1</sup> Das Variieren von *n* (Anzahl der Tiere) in den Tabellen B–K beruht darauf, daß einige Fische bereits präpariert worden waren und daher nicht mehr für alle Messungen in Frage kamen.





der Index also 1 beträgt, ist der Index im Mittelwert bei den thymektomierten und Hungerzuständen ausgesetzten *Sicyases* 0,895, weil der Querdurchmesser bei den Versuchstieren kleiner als der Längsdurchmesser ist (Abb. 11).

Da also nach dem Gesagten die Ausprägung der Torpedoform der Versuchstiere nicht auf einer Streckung, d. h. Längenausdehnung beruht, wurden verschiedene Breitenmaße vergleichend untersucht. Es wurde gemessen (s. Abb. 9b): die größte Körperbreite (VI), die in der Kiemenregion liegt, der Abstand zwischen den paarigen, nach der Dorsalseite verlagerten Brustflossen an ihrer medianwärts gelegenen Ansatzstelle (VII), die Entfernung zwischen den Dornen der Kiemendeckel (VIII), der Augenabstand (IX), die Entfernung zwischen den hinteren Nasenöffnungen (X) und der Abstand der Mundwinkel (XI, Abb. 9a). Die festgestellten Breitenmaße wurden jeweils in Relation zur Totallänge gebracht, um vergleichbare Indizes zu erhalten.

Wie aus Abbildung 12 und Tabelle D zu ersehen ist, liegen die meisten Indexwerte von größter Körperbreite zur Totallänge der thymektomierten und Hungerzuständen ausgesetzten Tiere bedeutend tiefer als diejenigen der Kontrollen.

Tabelle D

	<i>n</i>	$M \pm \sigma_M$	<i>t</i>
Kontrollen	29	$0,254 \pm 0,00386$	} 5,29 } 3,25
Thymektomierte Tiere	28	$0,226 \pm 0,00362$	
Hungernde Tiere	11	$0,217 \pm 0,00737$	

Der Abstand zwischen den paarigen „Dorsalflossen“ ist bei den meisten thymektomierten und hungernden Tieren geringer als bei

(Erläuterungen zu Seite 516, Abb. 10)

Abb. 10. Indizes (y), d. h. Verhältnis der Entfernung zwischen Schnauzenspitze und After zur Totallänge, bezogen auf die Totallänge (x). a = Werte von thymektomierten Tieren und von Kontrollen; b = Werte von hungernden Tieren und von Kontrollen

Zeichenerklärung zu Abb. 10—16: Einzelne Kontrollwerte = • ; zwei gleich große Kontrollwerte = ○ ; drei gleich große Kontrollwerte = ● ; einzelne Werte von thymektomierten Tieren bzw. von hungernden Tieren = × ; zwei gleichgroße Werte von thymektomierten Tieren bzw. von hungernden Tieren = \* ; gleich großer Wert bei einem thymektomierten bzw. bei einem hungernden Tier und einem Kontrolltier = ∴ ; gleich großer Wert bei einem thymektomierten bzw. einem hungernden Tier und bei zwei Kontrolltieren = ∞ ; gleich großer Wert bei zwei thymektomierten bzw. hungernden Tieren und bei einem Kontrolltier = ∞∞ .

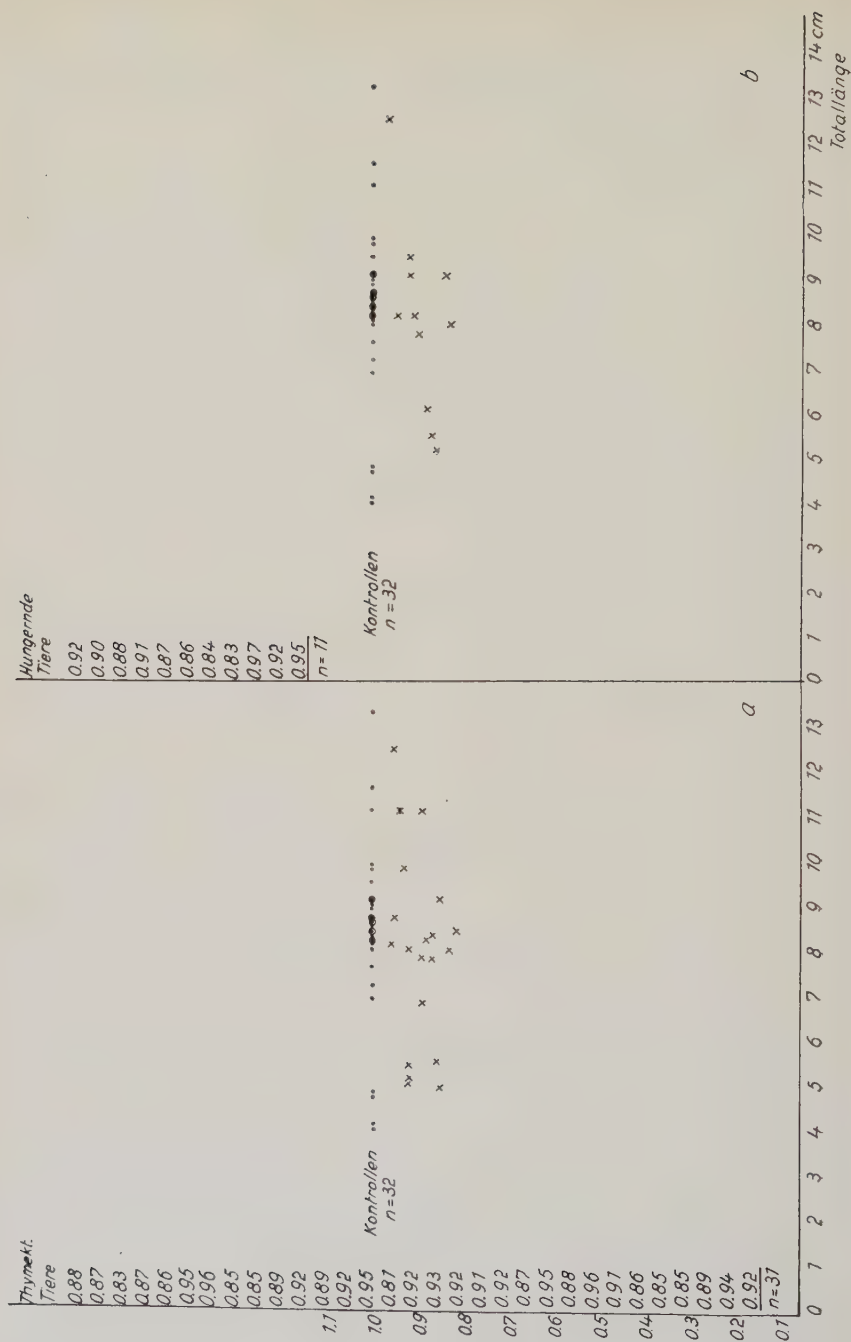


Abb. 11. Indizes (y), d. h. das Verhältnis vom Quer- zum Längsdurchmesser der Haftscheibe, bezogen auf die Totallänge (x). a = Werte von thymektomierten Tieren und von Kontrollen; b = Werte von hungernden Tieren und von Kontrollen

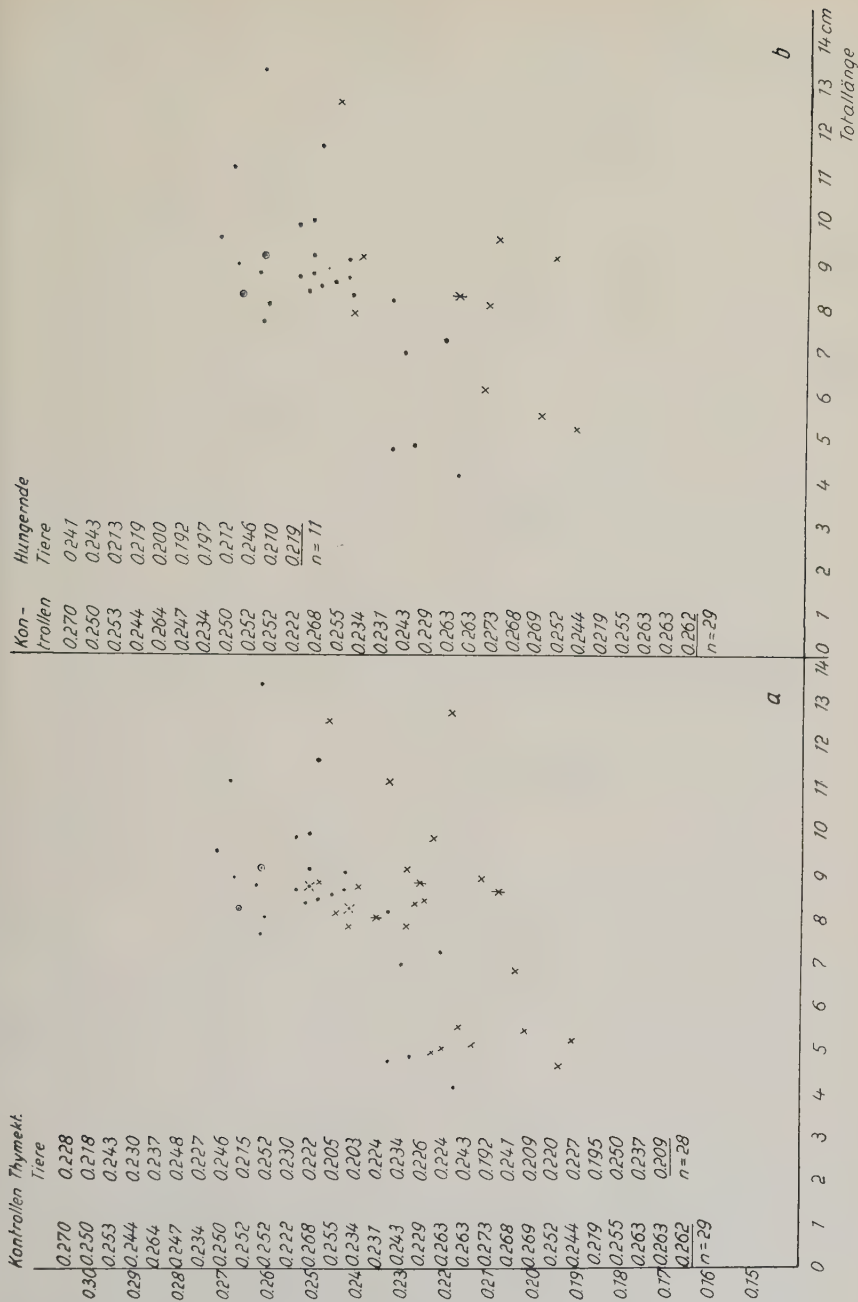


Abb. 12. Indizes (y), d. h. das Verhältnis von größter Körperbreite zur Totallänge, bezogen auf die Totallänge (x). a = Werte von thymektomierten Tieren und von Kontrollen; b = Werte von hungernden Tieren und von Kontrollen





den Kontrollen, daher liegen ihre Indizes von „Dorsalflossen“-Abstand zur Totallänge in Abbildung 13 und Tabelle E auch tiefer als viele Kontrollen.

Tabelle E

	$n$	$M \pm \sigma_M$	$t$	
Kontrollen	30	$0,148 \pm 0,00337$	} 3,26 }	2,50
Thymektomierte Tiere	30	$0,134 \pm 0,00265$		
Hungernde Tiere	11	$0,136 \pm 0,00347$		

Die Indizes von Abstand der Dorne an den Kiemendeckeln zur Totallänge ergaben keine brauchbaren Differenzen zwischen den Kontrollen und den beiden Versuchskategorien. Es befanden sich nämlich die Kiemendeckel der konservierten Tiere in verschiedenem Abspreizungszustand, was eine beträchtliche Fehlerquelle bei den Messungen bedeutete.

Die Messung des Augenabstandes, der offenbar bei den meisten lebenden thymektomierten Tieren kleiner als bei den Kontrollen war, bereitete bei den konservierten Tieren einige Schwierigkeiten, da wegen verschieden starker Schrumpfung der Cornea die Meßpunkte nicht unbedingt übereinstimmend festgelegt werden konnten. Es ergab sich dadurch, daß bei allen drei Gruppen der Augenabstand ziemlich gleich war (Tab. F).

Tabelle F

	$n$	$M \pm \sigma_M$	$t$	
Kontrollen	30	$0,174 \pm 0,0366$	} 0,447 }	0,67
Thymektomierte Tiere	29	$0,157 \pm 0,0108$		
Hungernde Tiere	10	$0,165 \pm 0,00462$		

Sehr exakte Meßwerte ergab der Abstand zwischen den hinteren Nasenöffnungen, weil hier die Meßpunkte genau festgelegt werden konnten. Wie aus Abbildung 14 und Tabelle G ersichtlich, liegen die Indizes der thymektomierten *Sicyases* bedeutend und die der Hungerzuständen unterworfenen Tiere noch annehmbar tiefer als diejenigen der Kontrollen.

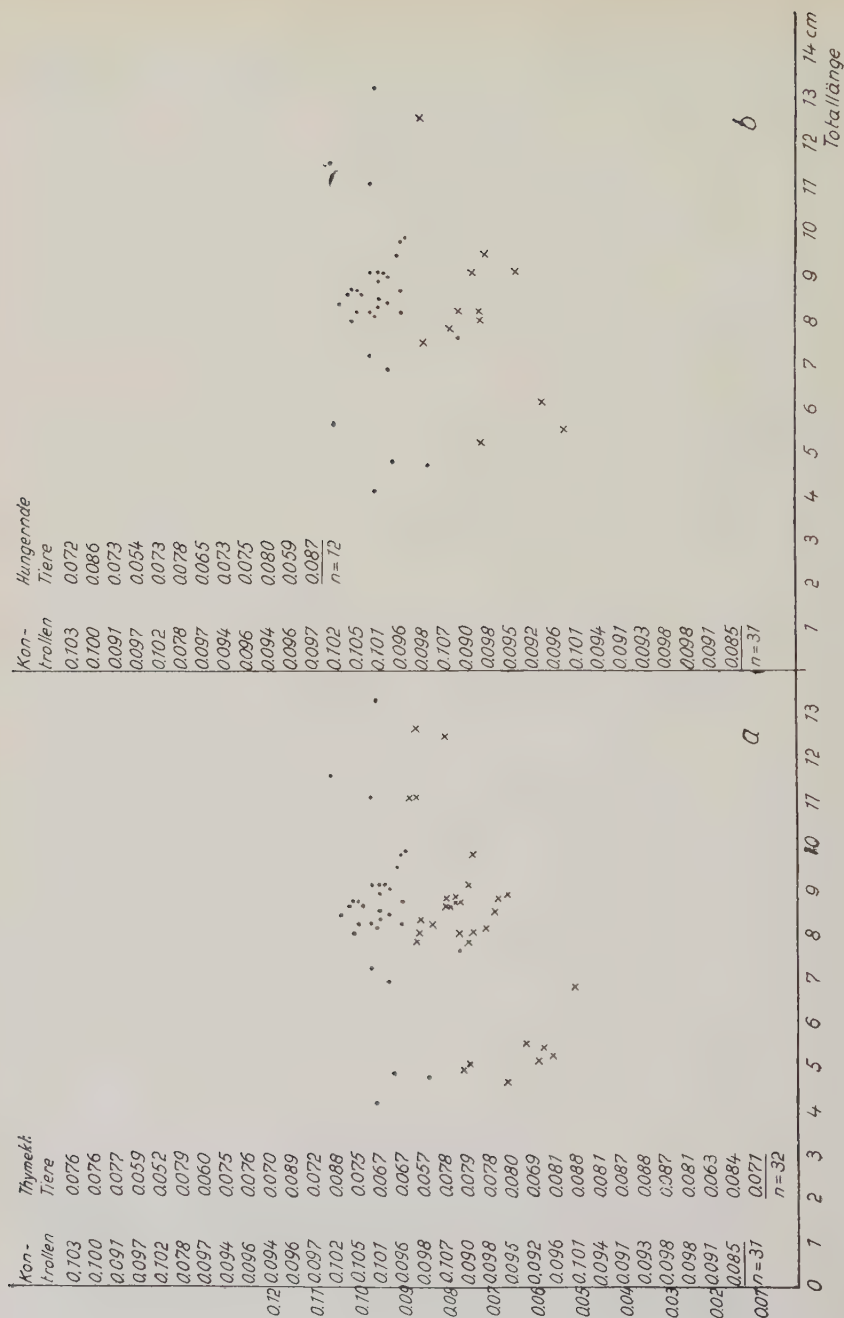


Abb. 14. Indizes (y, d. h. das Verhältnis des Abstandes zwischen den hinteren Nasenöffnungen zur Totallänge in bezug auf die Totallänge (x). a = Werte von thymektomierten Tieren und von Kontrollen; b = Werte von hungernden Tieren und von Kontrollen

Tabelle G

	<i>n</i>	$M \pm \sigma_M$	<i>t</i>
Kontrollen	31	$0,096 \pm 0,001$	$\left. \begin{array}{c} \\ 9,4 \\ \end{array} \right\} 2,5$
Thymektomierte Tiere	32	$0,075 \pm 0,002$	
Hungernde Tiere	12	$0,072 \pm 0,009$	

Die Messung des Mundwinkelabstandes ergab in Relation zur Totallänge reelle Unterschiede nicht (Tab. H) zwischen den thymektomierten Fischen und den Kontrollen. Es ließ sich also nicht metrisch belegen, daß der Mund der thymektomierten Tiere tatsächlich schmaler wird, wie es bei Lebendbeobachtung den Eindruck machte. Dagegen waren Unterschiede zwischen den hungernden Tieren und den Kontrollen vorhanden (Tab. H).

Tabelle H

	<i>n</i>	$M \pm \sigma_M$	<i>t</i>
Kontrollen	28	$0,0731 \pm 0,0024$	$\left. \begin{array}{c} \\ 1,59 \\ \end{array} \right\} 3,8$
Thymektomierte Tiere	28	$0,0683 \pm 0,0019$	
Hungernde Tiere	10	$0,063 \pm 0,0013$	

Es zeigten demnach drei Breitenmaße: Abstand der hinteren Nasenöffnungen, größte Körperbreite und Entfernung zwischen den paarigen „Dorsalflossen“, daß beide Kategorien von Versuchstieren im Vergleich zu den Kontrollen schmaler geworden sind, wobei die Abweichungen von der Norm bei den thymektomierten und hungernden Tieren zwar in gleicher Richtung liegen, aber bei ersteren größer als bei letzteren sind.

Zur Analyse einer Formänderung in der dritten Dimension der Fische wurden zweierlei durch Meßpunkte exakt festlegbare Messungen der Höhe vorgenommen, und zwar vom Haftscheibenmittelpunkt zu dem darüber liegenden Punkt des Rückens und in gleicher Weise über dem After. Es traten bei den daraus gewonnenen Indizes (Verhältnis der Höhe über dem Haftscheibenmittelpunkt zur Totallänge und Verhältnis der Höhe über dem After zur Totallänge) wesentliche Unterschiede zwischen den Kontrollen

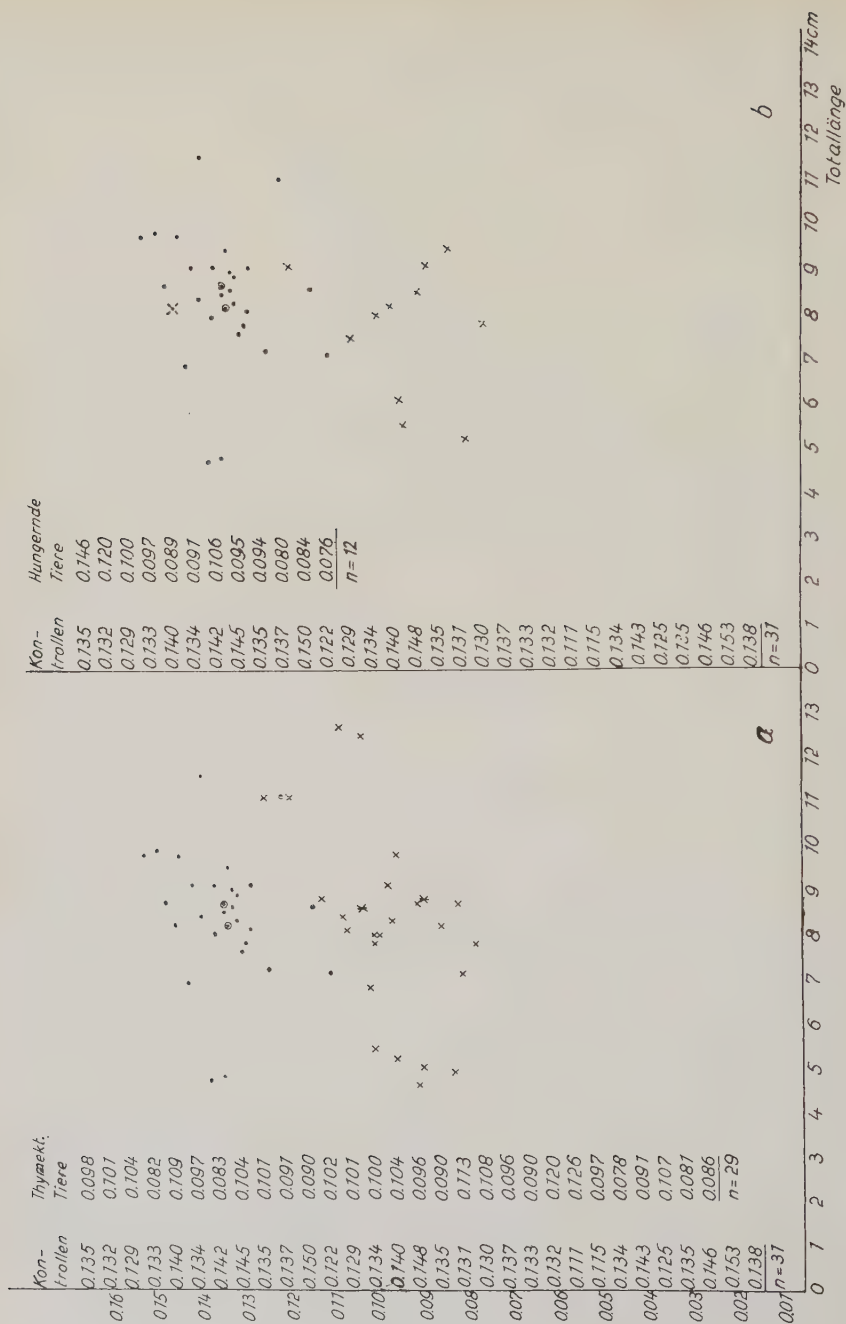


Abb. 15. Indizes (y), d. h. das Verhältnis der Entfernung zwischen dem Haftscheibenmittelpunkt und dem darüberliegenden Punkt des Rückens zur Totallänge in bezug auf die Totallänge (x). a = Werte von thymektomierten Tieren und von Kontrollen; b = Werte von hungernden Tieren und von Kontrollen



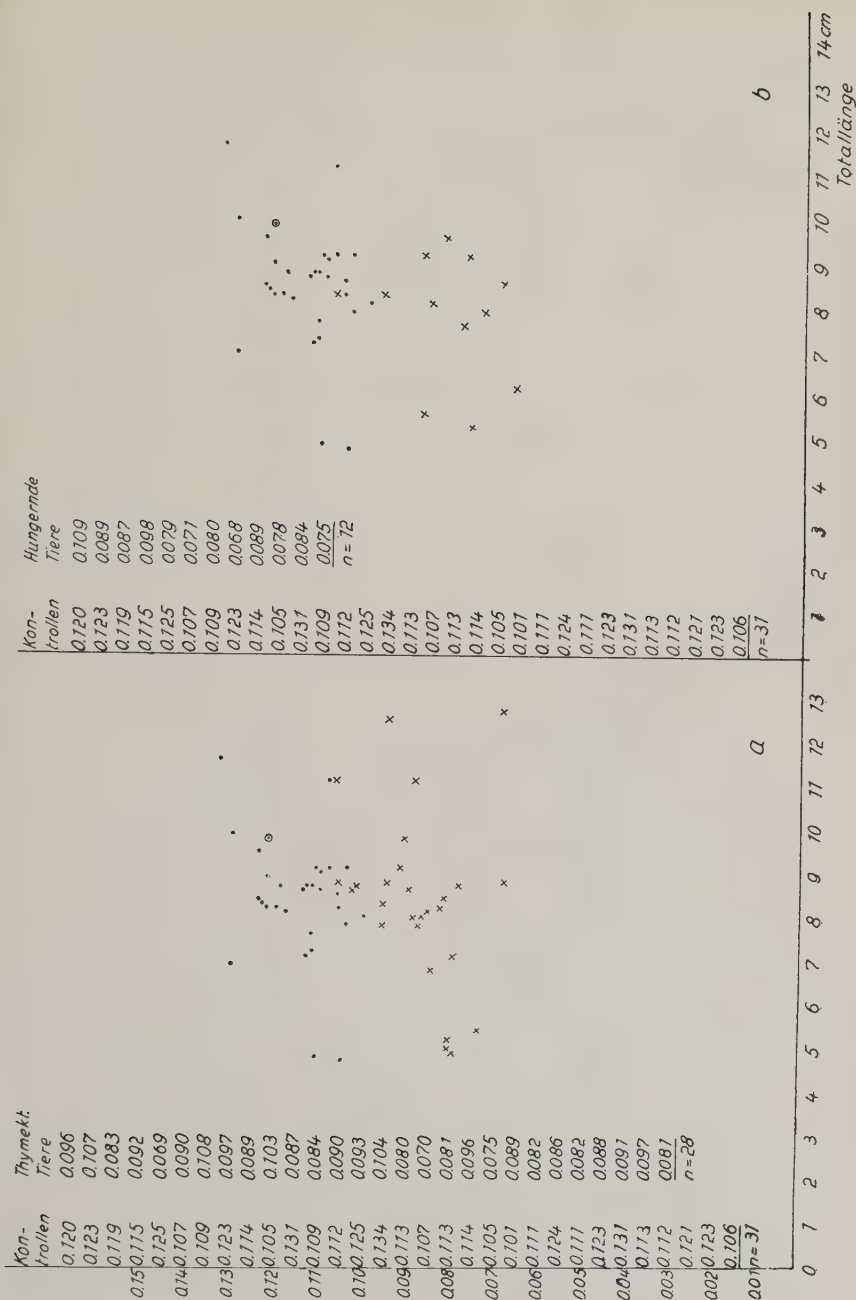


Abb. 16. Indizes (y), d. h. das Verhältnis der Entfernung zwischen dem After und dem darüber liegenden Punkt des Rückens zur Totallänge (x) in bezug auf die Totallänge (x). a = Werte von thymektomierten Tieren und von Kontrollen; b = Werte von hungernden Tieren und von Kontrollen

und den beiden Gruppen der Versuchstiere zutage. Mit wenigen Ausnahmen liegen die Indizes der thymektomierten und Hungerzuständen unterworfenen Tiere erheblich tiefer als diejenigen der Kontrollen. Abbildung 15 und Tabelle J stellt die Indexwerte aus dem Verhältnis der Höhe über dem Haftscheibenmittelpunkt zur Totallänge dar.

Tabelle J

	<i>n</i>	$M \pm \sigma_M$	<i>t</i>
Kontrollen	31	$0,134 \pm 0,00327$	$\left. \begin{array}{c} 9,02 \\ 5,63 \end{array} \right\}$
Thymektomierte Tiere	29	$0,098 \pm 0,00230$	
Hungernde Tiere	12	$0,098 \pm 0,00554$	

Aus den Messungen der Höhe über dem After ergaben sich in Relation zur Totallänge wesentliche Indexunterschiede zwischen den Kontrollen und den beiden Versuchstiergruppen (Abb. 16 und Tab. K).

Tabelle K

	<i>n</i>	$M \pm \sigma_M$	<i>t</i>
Kontrollen	31	$0,116 \pm 0,00173$	$\left. \begin{array}{c} 10,58 \\ 8,91 \end{array} \right\}$
Thymektomierte Tiere	28	$0,088 \pm 0,00190$	
Hungernde Tiere	12	$0,083 \pm 0,00320$	

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die auffallende Formänderung der thymektomierten Tiere und der gleichsinnig erfolgte, wenn auch nicht so stark ausgeprägte Gestaltwandel der hungernden Fische auf mehr oder weniger großen meßbaren Unterschieden in der Breite (Querdurchmesser der Haftscheibe, größte Körperbreite, Abstand der paarigen „Dorsalflossen“, Abstand zwischen den hinteren Nasenöffnungen) und in der Höhe (Höhe über dem Haftscheibenmittelpunkt, Höhe über dem After) der beiden Versuchstiergruppen gegenüber den Kontrollen beruht.

### Veränderungen am Skelett

Es entstand nun weiterhin die Frage, ob durch die Thymektomie bei *Sicyases sanguineus* auch Veränderungen am Skelettsystem ein-

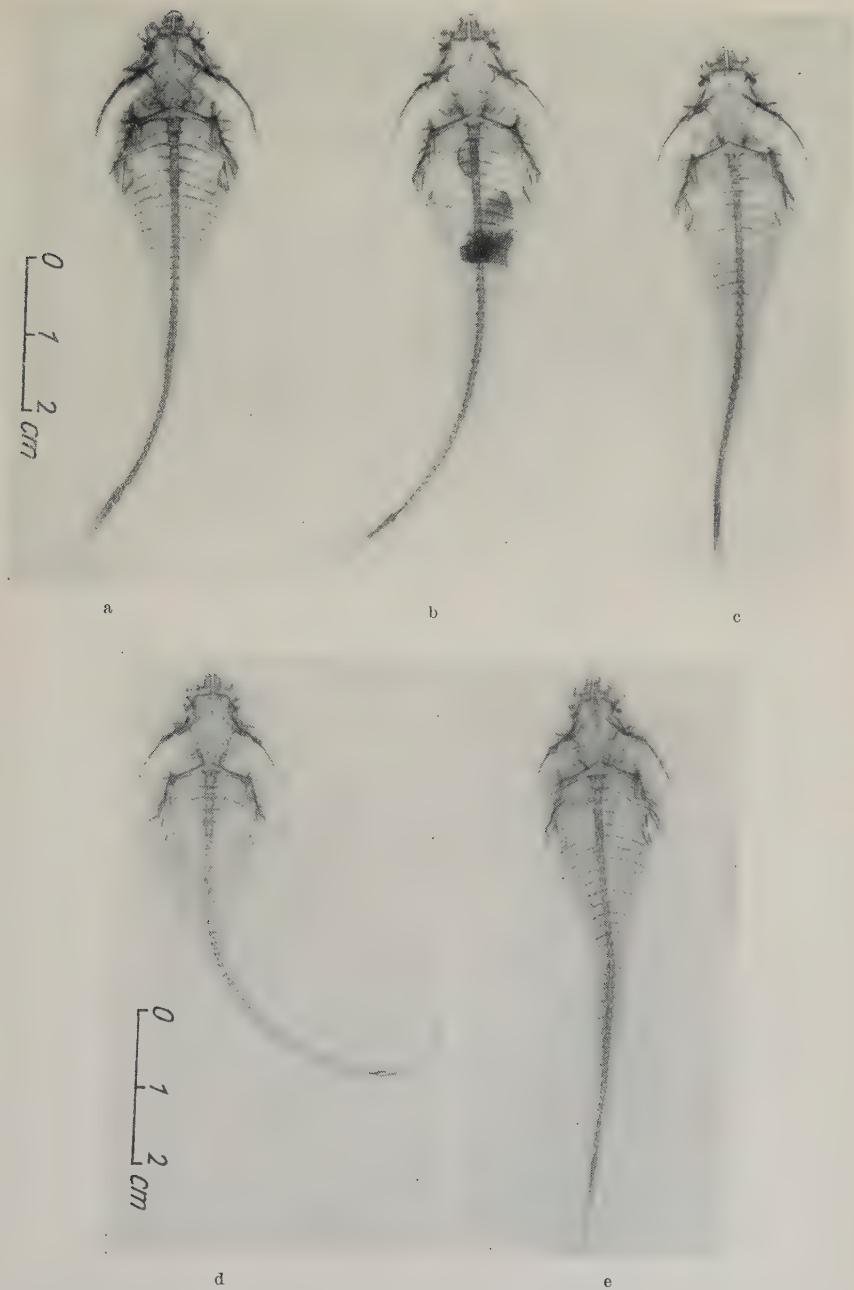


Abb. 17. Röntgenbilder von drei normalen *Sicyases sanguineus* (a = 8,2 cm lang, Formol; b = 8,7 cm lang, Formol; c = 8,1 cm lang, Formol) und von zwei thymektomierten Tieren (d = 7,8 cm lang, nach 18 Tagen Versuchsdauer, Formol; e = 7,7 cm lang, nach 76 Tagen Versuchsdauer, Bouin). Nat. GröÙe. Da nur Tier e in seiner ganzen Länge in einer Ebene liegt, stimmt seine reelle Länge mit der im Röntgenbild wiedergegebenen überein. Bei den vier übrigen Fischen ist die Schwanzregion z. T. beträchtlich nach oben und seitlich abgebogen, so daß sie dadurch im Bild verkürzt erscheinen

getreten sind. Röntgenaufnahmen<sup>1</sup> sollten hier Klarheit schaffen. In Abbildung 17 sind drei Normaltiere (a, b, c), zwei thymektomierten (d, e) gegenübergestellt. Auch hier fällt sofort auf, daß die thymektomierten Fische im ganzen viel schlanker geworden sind, daß ihre Schnauze erheblich spitzer ist und die Augen tiefer in den Orbitae liegen als bei den Kontrolltieren. Das Neurokranium der Versuchstiere erscheint namentlich in der Orbitalregion deutlich schmaler als bei den Kontrollen. Schulter- und Beckengürtel normaler *Sicyases* haben, indem sie die festen Trägerelemente der Haftscheibe liefern (Abb. 18), gegenüber haftscheibenlosen Teleostern eine funktionelle Umprägung erfahren, die von Starks (1905) bei dem an der peruanischen Küste lebenden *Gobiesox sanguineus* ein-

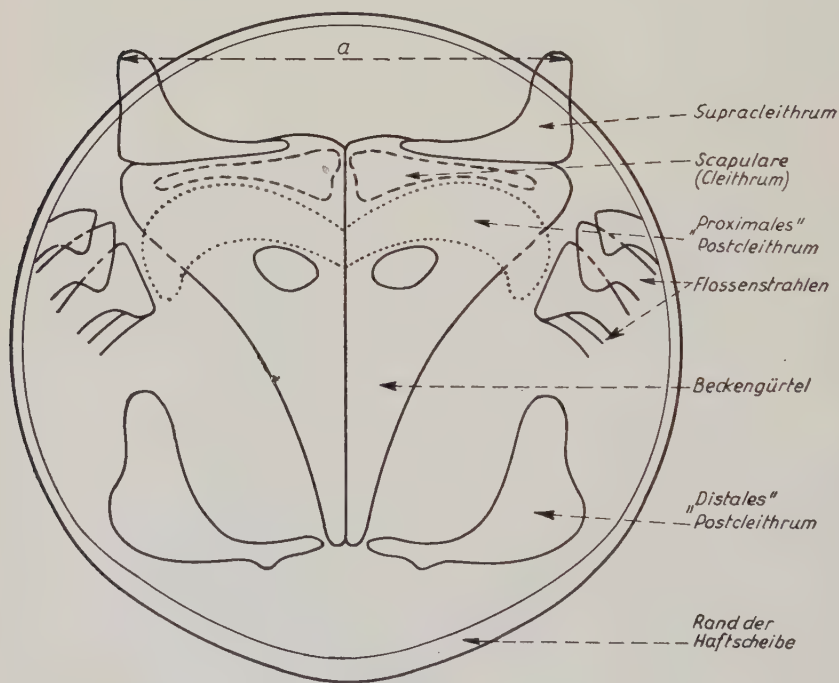


Abb. 18. Schematische Darstellung des Schulter- und Beckengürtels von *Sicyases sanguineus*, gezeichnet nach dem Röntgenbild von Abb. 17a und einem nach Spalteholz aufgehellten Präparat

<sup>1</sup> Die Röntgenaufnahmen wurden in dankenswerter Weise von Herrn Dr. Stender im Strahleninstitut der Universität Marburg mit der Siemens-Röntgenkugel gemacht. Fokus-Objektstand 1 m; 35 kV, 100 mA, Film ohne Folie (Doneo).



gehend beschrieben worden ist. Die beiden Gürtel liegen, wie das aus den Röntgenbildern (Abb. 17 und aus Abb. 18) zu ersehen ist, in enger Nachbarschaft. Bei den thymektomierten Fischen (Abb. 17d, e) erscheint der Schultergürtel deutlich schmaler als bei den normalen Tieren (a, b, c). Um zu prüfen, ob bei den Versuchstieren tatsächlich eine Breitenabnahme des Schultergürtels erfolgt ist, wurde die Gesamtbreite beider Supracleithren, welche den Schultergürtel am Schädel befestigen (zwischen den äußersten, am meisten cranialwärts gelegenen Punkten) gemessen (Abb. 18a). Dieses Maß erschien exakt, da die Supracleithren bei allen fünf Tieren der Abbildung 17 von den Elementen des Schultergürtels die deutlichsten Konturen aufweisen. Um vergleichbare Indizes der Tiere zu erhalten, wurde als Längenmaß die Entfernung zwischen dem kranialen Rande des ersten rippentragenden Wirbels und dem kaudalen Rande des 14. Wirbels (in der Mediane) gewählt. Es ergaben sich bei den fünf Tieren der Abbildung 17 folgende Meßwerte und Indizes:

Art des Tieres	Gesamtbreite der Supracleithren	Entfernung zwischen 1. bis 14. Wirbel	Index
Kontrolltier	11,9 mm	20,8 mm	0,572
Kontrolltier	13,0 mm	21,6 mm	0,601
Kontrolltier	10,1 mm	20,2 mm	0,500
Thymektomiertes Tier	9,0 mm	19,0 mm	0,473
Thymektomiertes Tier	9,0 mm	19,9 mm	0,452

Es sind also die Indizes der beiden Versuchstiere kleiner als diejenigen der Kontrollen, d. h., daß die Gesamtbreite der Supracleithren bei den thymektomierten Tieren im Vergleich zu den normalen Tieren tatsächlich abgenommen hat.

#### Vergleich zwischen den bei *Sicyases* experimentell erzeugten Änderungen der Körperform und ähnlichen Umbildungen bei Salmoniden während ihrer Laichwanderung

Veränderungen in der Körperform und am Skelettsystem während des normalen Individualzyklus mancher Teleosteer sind bekannt (Aal, Scholle, Salmoniden). Bereits F. Miescher (1897) beschreibt die Änderung des äußeren Habitus des Rheinlachs

(*Salmo salar*) während seines mehrmonatlichen Aufenthaltes im Süßwasser, das er zum Abbläichen aufsucht, in folgender Weise: „Wenn man etwa im Dezember oder Januar einen männlichen Salm, sogenannten Wintersalm, sieht mit dem klaren bläulich schimmern-den Schuppenkleid, der schönen Rundung des Leibes, mit der kurzen Schnauze (ca. 4 bis 5 % der Körperlänge, von der Nasenöffnung bis zur Schwanzwurzel gerechnet), ohne jede Spur von Hakenbildung, von einem Weibchen äußerlich meist nicht zu unterscheiden, und man daneben den bekannten Hakenlachs erblickt, mit einer Nase von doppelter Länge, einer überhaupt ganz veränderten Physiognomie des Vorderkopfes, mit der tigerartig rot und schwarz gefleckten, von Epithelwucherung trüben, dicken Hautschwarte, dem abgeplatteten Körper und den dünnen schlotternden Bauchwänden, so hat man immer wieder Mühe, sich zu überreden, daß diese Exemplare einer und derselben Tierspezies seien. Etwas geringer ist der Gegensatz bei weiblichen Exemplaren. Die Länge und Form der Schnauze ist nicht wesentlich verschieden; die roten Flecken an Kopf und Leib beim Winterlachs gänzlich fehlend, sind beim weiblichen Laichlachs schwächer entwickelt als beim Männchen; die Haut ist getrübt und wie unrein, doch nicht so stark verdickt. Dagegen beherrscht hier den Habitus der Gegensatz der Entwicklung der Eierstöcke, welche beim Winterlachs 0,4%, beim Laichlachs ein volles Viertel des Körpergewichtes betragen, so daß sie den Bauch stark auftreiben und der abgemagerte Rückenteil daneben schmal erscheint. Sind dann die Eier entleert, so tritt mit den schlaffen dünnen Bauchdecken der Zustand äußerster Abmagerung erst recht hervor.“

Auch Menzies (1925) fielen beim männlichen Lachs während seines Aufenthaltes im Süßwasser zur Laichzeit folgende Veränderungen auf: Die Haut verdickt sich und wird lederartig, dabei ist sie stark mit Schleim bedeckt. Der Kopf wird lang durch das Wachstum der Schnauze. Ober- und Unterkiefer verlängern sich durch das Wachstum des Knorpelgewebes. Am Unterkiefer bildet sich der aufwärts gerichtete Laichhaken.

Während seines Aufenthaltes im Süßwasser nimmt der Lachs keine Nahrung zu sich, dabei entwickeln sich in beiden Geschlechtern die Gonaden von unreifen zu mächtigen laichreifen Organen. Makroskopische Beobachtungen, mikroskopische und chemische Untersuchungen, vor allem über den Zustand der Muskulatur und der wachsenden Ovarien und Hoden des Rheinlachs, führten

Miescher zu der Erkenntnis, daß der Seitenrumpfmuskel die wesentlichste Stoffquelle ist sowohl für die Ernährung des Tieres als auch für die Geschlechtsreifung. Um das Hauptmerkmal dieses physiologischen Vorganges zu charakterisieren, führte Miescher den Begriff der „Liquidation“ ein, welcher die Einschmelzung von organisiertem Muskeleiweiß in unorganisiertes Eiweiß in die Blutbahnen betonen will.

Neuerdings wurden die beiden extremen Lebensphasen, die der Lachs durchläuft (eine während seines Meeraufenthaltes, die andere während seiner Flußwanderung), von Mislin (1941) unter dem Gesichtspunkt eines zusammenhängenden Stadienablaufes analysiert, wobei er auf die verschiedenen Ernährungsformen in diesen Perioden besonderes Gewicht legt. Die „äußere Ernährung“ des Meerlaches ist maximal gesteigert, während der zu den Laichplätzen wandernde Lachs sich im „physiologischen Hungerzustand“ befindet, der von Mislin als besondere Ernährungsform, der „inneren Ernährung“, verstanden und als „Synchonie“ bezeichnet wird. Dieser Begriff kennzeichnet die Doppelleistung des Organismus während dieser Phase, die Substanzeinschmelzung und den gerichteten Stofftransport. Im einzelnen umschließt er nach Mislin die folgenden biologischen Vorgänge: 1. Es wird keinerlei Nahrung von außen aufgenommen, weder enteral noch parenteral. 2. Es werden die Fettdepots sowohl der Muskulatur als auch der Darmaußenseite sukzessive aufgebraucht. Vor allem aber wird das Eiweiß der Seitenrumpf- und Bauchflosselmuskulatur teils zum Energiestoffwechsel und teils zum Aufbau der Gonaden verwendet. Es wird also die körpereigene Substanz nicht nur im Prozeß der Selbstzehrung eingeschmolzen und aufgebraucht, wie das neben den physiologisch hungernden etwa auch bei experimentell hungernden Tieren der Fall ist, sondern die gleichsam freigewordene Substanz wird durch den Kreislauf an ein neues Assimilationszentrum transportiert (eigentliche Liquidation). 3. Es treten Neubildungen und Veränderungen am Schädel auf (Laichhaken des Männchens, Veränderung des Rostrums bei beiden Geschlechtern und Zahnwechsel).

Die bisher übliche Bezeichnung dieser Ernährungsphase des Laches mit „Hungerzustand“ lehnt Mislin als irreführend deshalb ab, weil der „Hunger“ im physiologischen Sinne fehle.

In Übereinstimmung mit Tchernavin (1938), der die Änderungen am Schädel bei Salmoniden studiert hat, unterscheidet Mislin von dem Zeitpunkt an, zu dem der Junglachs die Futtergründe im

Meere erreicht hat, fünf Stadien im weiteren Lebensablauf des Lachses: 1. Stadium = Freßlachs im Meer; 2. Stadium = Phase des Synchroniebeginns (Voll-Lachs); 3. Stadium = „Salm“-Phase; 4. Stadium = Laichlachs; 5. Stadium = verlaichter Lachs. Während dieser verschiedenen Perioden vollzieht sich an den Lachsen nach Mislin eine Reihe von Veränderungen sowohl morphologischer als auch physiologischer Merkmale, wobei uns im Rahmen der vorliegenden Mitteilung besonders die Umgestaltung der Körperform interessiert. Das 1. Stadium (Meerlachs) hat eine lang ausgezogene Gestalt von Spindelform, die ihm ein heringartiges Aussehen verleiht. Der Kopf, der in beiden Geschlechtern weitgehende Übereinstimmung zeigt, ist im Vergleich zum übrigen Körper relativ klein. In geringen Ansätzen konnte Mislin die Hakenbildung am Unterkiefer bei Männchen und Weibchen schon jetzt stets feststellen. Das 2. Stadium, der Voll-Lachs, der sich auf der Einwanderung ins Süßwasser am Beginn der Synchronie befindet, ist in seiner Gestalt noch stark meerlachsartig, der „Laichhaken“ ist noch nicht merklich vergrößert. Der Salm, das 3. Stadium, ist in seiner Gestalt bereits stark verschieden vom Meer- und Einstieglachs. Die heringartige Spindelform ist verlorengegangen, der Kopf tritt deutlich hervor, da neben dem Rostrum besonders auch der Unterkiefer verlängert ist. Der sattelartig veränderte Schädel kann beim männlichen Lachs bereits eine auffällige Form annehmen; auch bei den Weibchen zeigen sich Ansätze zu entsprechenden Veränderungen. Die Gestalt dieses Stadiums erinnert nach Mislin an die von Forellen und in gewisser Hinsicht auch an die von Felchen. Die Fische von Stadium 4 befinden sich bereits an den Laichplätzen. Der Zustand der Abmagerung läßt beim Laichlachs die auffallende Kopfveränderung, vor allem der Männchen, deutlich erkennen. Der knorpelige „Laichhaken“ ist nun ganz ausgewachsen, die vorderen Enden der Prämaxillarknochen, die schneller gewachsen sind als alle anderen Schädelknochen, stehen weit über die vorderen Enden des Rostrums vor. Der Fisch ist nun seitlich und dorsoventral abgeplattet. Mislin weist darauf hin, daß die schlanke und überaus bewegliche Gestalt des Laichlaches nicht einfach das Resultat des Schwundes von Reservestoffen und des Kräftezerfalls ist, sondern Ausdruck einer besonderen Phase, die ihm Mehrleistungen erlaubt, wie das Überspringen von Hindernissen, die Brunftspiele und Brunftkämpfe sowie das Erwandern der Laichplätze selbst. Der Gestaltwandel vom Meerlachs zum Laichlachs ist so groß, daß



letzterer früher, bevor der Zusammenhang zwischen diesen beiden Phasen festgestellt war, als besondere Art mit dem Namen *Salmo humatus* bezeichnet worden war.

Beim 5. Stadium, dem verlaichten Lachs, tritt die extreme Magerform durch Einfallen der Flanken und der Bauchwand, namentlich bei den Weibchen, deutlich in Erscheinung. Die Prämaxillarknochen und der Laichhaken werden sehr rasch zurückgebildet, dadurch fällt besonders bei den Männchen die Verkleinerung des Kopfes auf.

In einer sehr gründlichen Untersuchung hat sich Tchernavin mit den Veränderungen des Schädels adulter Salmoniden (*Salmo salar* und *Oncorhynchus*) befaßt. Die Schädel adulter Tiere sind während des ganzen Lebens derart auffallenden Veränderungen unterworfen, daß das Studium des Lachsschädels zum Studium seiner Änderungen wird.

Tchernavin unterscheidet zwei Arten von Änderungen: 1. solche, die mit dem allgemeinen Wachstum zusammenhängen, das nicht im Reifestadium aufhört, und 2. periodische, die von der Aktivität der Gonaden abhängig und rückläufig sind. Während des Reifens der Gonaden zeigen einige Teile des Schädels eine ungeheure Wachstumsintensität, so daß der Schädel seine vorherige Form verliert. Nach dem Laichen werden die vergrößerten Teile allmählich abgebaut, so daß der Schädel annähernd wieder seine alte Form und Größe erreicht. Die von den Gonaden abhängigen Veränderungen beginnen bei Mislins Stadium 2, das sich also auf der Einwanderung ins Süßwasser am Beginn der Synchronie befindet. Ihre höchste Ausprägung erreichen sie im 4. Stadium (Laichlachs). Ein sehr starkes Längenwachstum erfolgt bei *Salmo salar* am knorpeligen Rostrum und an den Prämaxillarknochen. Letztere, die im frühen 3. Stadium noch kurz und breit waren, sind im 4. Stadium lang und schmal geworden infolge ungleicher Wachstumsraten der Länge und der Breite. Auch der Vomer verlängert sich stark und wird relativ schmal. Der Unterkiefer als Ganzes zeigt während der Gonadenreifung eine erhebliche Längen- aber nur geringe Breitenzunahme, so daß auch er relativ lang und schmal wird. Alle diese Änderungen erfolgen bei Männchen und Weibchen, aber bei letzteren in einem geringeren Grade.

Bei *Oncorhynchus* beschreibt Tchernavin während der Gonadenreifung am Schädel besonders Veränderungen der Ethmoidalregion und aller zahntragenden Knochen, wobei hauptsächlich eine Längen-

zunahme erfolgt. Die Veränderungen treten auch hier wieder bei den Männchen stärker als bei den Weibchen in Erscheinung. Die Schnauze verlängert sich z. B. bei dem männlichen Laichlachs von *O. gorbuscha* 2,5mal gegenüber dem 1. Stadium Mislins. Die auffallendsten Veränderungen treten am Prämaxillare auf. Während es anfangs ein kleiner bootförmiger Knochen ist, erreicht es bei laichreifen Männchen eine immense Größe, ist stark gebogen und bedeckt die ganze Länge des gleichfalls sehr verlängerten knorpeligen Rostrums. Die beträchtliche Verlängerung des Unterkiefers beruht wie bei *Salmo salar* auf dem Längenwachstum von Dentale und Articulare. Obwohl im einzelnen Unterschiede am Schädel zwischen *Salmo salar* und *Oncorhynchus* bestehen, resultiert doch bei beiden Formen zur Laichzeit ein stark verlängerter, zugespitzter Kopf (Tchernavin l. c. Tafel IV). Tchernavin vertritt die Ansicht, daß die von der Aktivität der Gonaden abhängigen Merkmale am Schädel der Salmoniden sehr alten Ursprungs sind.

Sehr wesentlich für die Beurteilung des Phasenwechsels des Rheinlachs scheint die Feststellung Mislins, daß der Milieuwechsel endogen bedingt ist. Dafür führt er zwei Tatsachenreihen an: „1. Es steigen sowohl unreife als auch bereits nahezu vollreife Lachse aus dem Meere in die Flüsse auf. Die Tatsache, daß die Reife in außerordentlich verschiedener Entfernung von den Laichplätzen erreicht wird, und zwar in beiden Milieus, beweist, daß jedenfalls die Dauer des Süßwasseraufenthaltes wie auch der Milieuwechsel als solcher nicht von entscheidender Bedeutung für das Fortpflanzungsstadium sind. 2. Es hat sich gezeigt, daß die für die Laichwanderung typische Sistierung der Nahrungsaufnahme bereits im Meere beginnen kann und in den meisten Fällen vor dem Flußeinstieg beginnt. Letzteres gilt jedenfalls ausnahmslos für den Rheinlachs.“ Weiterhin stellte Mislin die gesetzmäßige Tatsache fest, daß die Junglachse bereits vor dem Übertritt ins Brackwasser das typische marine Silberkleid anlegen, daß also auch diese Umstimmung nicht durch äußere Faktoren bedingt ist. In diesem Zusammenhang ist nach Mislin auch die Feststellung Tchernavins wichtig, daß der Nasen- und Kinnknorpel schon zu wachsen anfängt, ehe irgendein Zeichen von Bildungstätigkeit an den Hoden zu bemerken ist.

Bei der Deutung der Ursachen, die zum Phasenwechsel im Leben des Lachs geführt haben, vertritt Mislin die Auffassung, daß dessen Entstehung und Ausbildung dem phylogenetisch-erdgeschichtlichen Bereiche angehört, also in der Gegenwart erblich fest-

gelegt ist. Die ursprünglichsten „Ursachen“ könnten mit unseren Methoden nicht weiter geklärt werden. Bei dieser Betrachtungsweise hat Mislin nicht die innersekretorischen Organe in seine Untersuchungen über den Phasenwechsel des Rheinlachs mit-einbezogen. Hier wären aber interessante Aufschlüsse zu erwarten. In der Literatur gibt es wichtige Hinweise, daß der Phasenwechsel hormonal gesteuert wird. Nach Hoar (1953) beruht der Übergang vom „Parr“-Stadium (Phase des Junglachs vor der Abwanderung ins Meer) zum Silbersalmling (Stadium, in welchem er ins Meer einwandert) auf morphologischen, biochemischen und Verhaltensänderungen, die mit einer gesteigerten Tätigkeit der endokrinen Drüsen, vor allem der Schilddrüse, verknüpft sind. Auch den Übergang von den Nahrungs- zu den Laichwanderungen der älteren Lachse hält Hoar für hormonal gesteuert. Fontaine und Baraduc (1954) nehmen gleichfalls an, daß die Differenzierung bei *Salmo gairdneri* rich. zum Silbersalmling („Smoltification“) wenigstens zum großen Teil durch eine Hyperfunktion der Schilddrüse bedingt ist. Die Ergebnisse ihrer Versuche sprechen für die Richtigkeit ihrer Annahme: Sie fütterten junge Regenbogenforellen mit Fleisch, dem jodiertes Casein zugesetzt war, und erreichten dadurch eine vorzeitige Ausbildung des Silbersalmling-Stadiums mit allen typischen Merkmalen (reiches Guanindepot in den Schuppen, das die Silberfarbe bedingt, Änderung der Kopfform, Abfall des Gehaltes an visceralem und perivisceralem Fett, Verringerung des Glykogengehaltes der Leber und eine Zunahme der Euryhalinität). Bei jungen Regenbogenforellen hatte auch Robertson (1948 und 1949) festgestellt, daß die Umbildung des „Parr“-Stadiums (Phase des relativ dunklen Jugendstadiums) zum Silbersalmling regelmäßig mit einer erhöhten Schilddrüsenaktivität zusammenfällt. Durch intramuskuläre Injektion von Schweineschilddrüsen-Extrakt bzw. von thyreotropem Hormon erzielte auch er eine vorzeitige Ausbildung des Silbersalmling-Stadiums. Robertson schließt aus seinen Versuchen, daß die Umdifferenzierung des „Parr“-Stadiums zum Silbersalmling durch einen erhöhten Spiegel von Schilddrüsenhormon im Körper bewirkt wird.

Hoar stellte 1951 den derzeitigen Stand der Hormonforschung bei Fischen dar. Danach kommt der Hypophyse ebenso wie bei den höheren Vertebraten die dominierende Rolle zu. Ihre thyreotrope, gonadotrope, corticotrope Funktion sowie ihr Einfluß auf den Kohlehydratstoffwechsel und auf die Färbung sei auch bei den

Fischen erwiesen. Die Hypophysenfunktion könne durch Außenfaktoren wie Licht, Temperatur und chemische Einflüsse modifiziert oder reguliert werden. Die Schilddrüse produziere ein Reifungshormon (maturation), welches Wachstum und Differenzierung stimulierte. Wahrscheinlich sei es bei der Stoffwechselregulierung (osmotischer Kontrolle und Stickstoff-Stoffwechsel) beteiligt. Es sei dagegen nicht erwiesen, daß das Schilddrüsenhormon eine spezifische Rolle bei der Metamorphose oder den Fischwanderungen spiele, doch beeinflusse es diese beiden Vorgänge zweifellos indirekt. Hoar behandelt ferner die Langerhansschen Inseln, das Interrenal- und Suprarenalorgan, sowie die Gonaden in ihrer inkretorischen Bedeutung bei den Fischen. Besonders betont er dabei die Korrelation der endokrinen Drüsen. Den gegenwärtigen Stand unseres Wissens auf diesem Gebiete stellt er zusammenfassend folgendermaßen dar: „Die Annahme scheint berechtigt, daß auch bei Fischen Aktivitätsänderungen der endokrinen Drüsen auf den Organismus in dem Sinne einwirken, daß er seine Reaktionen gegenüber Umwelteinflüssen modifiziert oder völlig ändert. Wiederum könnten Umweltfaktoren die Tätigkeit der endokrinen Drüsen stimulieren oder herabsetzen, und so könnten die Hormonorgane die Physiologie des Organismus modifizieren und ihn befähigen, eine Umwelt zu erobern, die vorher letal auf ihn wirkte.“

Bei dieser komplexen Betrachtungsweise der endokrinen Organe fehlt leider jeglicher Hinweis auf die Bedeutung des Thymus, der allerdings bei Fischen noch wenig untersucht wurde. Maurer (1886) studierte die Entwicklung dieses Organs bei verschiedenen Teleosteen und wies darauf hin, daß der Thymus ein „hinfälliges“ Organ sei, das seine mächtigste Ausbildung bei halbwüchsigen Individuen, z. B. bei Forellen von 12 bis 15 cm Körperlänge besitzt, um bei ganz großen Tieren (35 bis 40 cm Länge) völlig zu fehlen. Die Rückbildung setzt Maurer in Beziehung zum Alter. Hammar (1909) untersuchte gleichfalls bei Teleosteen den Bau, die Histogenese und die Involution des Thymus und konnte nachweisen, daß letztere unter prinzipiell denselben Formen wie bei den höheren Vertebraten erfolgt. Er konnte dabei wahrscheinlich machen, daß die Involution in Beziehung zur Geschlechtsreife steht, da sie ihren Anfang um die Zeit der Geschlechtsreife herum nimmt. Dagegen ist Deanesly (1928) der Auffassung, daß im allgemeinen eine Thymusinvolution bei den Fischen erfolgt, bevor sie geschlechtsreif werden. Auch stellte Hammar fest, daß bei hungrigen *Labrus* (sie wurden 23



und 31 Tage ohne Fütterung gehalten und dann getötet) der Thymus ausnahmslos eine Verkleinerung bis zu einem Sechstel der normalen Größe erlitt.

Es scheint auch für die Fische zu gelten, daß die Sexualhormone zur Atrophie des Thymus führen (v. Buddenbrock, 1950). Weiterhin ist wohl die Annahme berechtigt, daß Thymus und Schilddrüse antagonistisch tätig sind, wahrscheinlich in dem Sinne, daß es eine der Aufgaben des Thymus ist, die Schilddrüsenwirkung zu dämpfen. Vorläufige Befunde an der Thyreoidea von thymektomierten *Sicyases* waren im Sinne einer Aktivitätssteigerung dieses Organs zu deuten.

Die Knochenfische sind sehr alte Formen, sie erschienen bereits vor 370 Millionen Jahren. Trotzdem besitzen sie zumindest in einigen Familien eine große Plastizität. Das gilt nach Harms (1934, 1935) für die *Gobiiformes*, die durch einen großen Formenreichtum ausgezeichnet sind. Bei weitem die größte Anzahl der Arten sind Meeresbewohner. Doch konnten *Gobiiformes* infolge ihrer Plastizität ins Süßwasser vordringen und sich auch in ausgesüßtem Boden halten. In tropischen Regionen konnten sie von der Litoralzone aus auch in die Ebbezone der Korallen- und Schlammküsten vordringen und zum halbamphibischen Leben übergehen. Durch Behandlung mit Schilddrüse oder Thyroxin erreichte Harms bei *Periophthalmen* tiefgreifende Umdifferenzierungen an den verschiedensten Organsystemen in Richtung einer weiteren Anpassung an das Landleben (Veränderungen der Haut, der Flossen, der Schilddrüse, der Hypophyse, des Interrenalsystems, der Urniere und der Eingeweide). Auch die Salmoniden müssen noch eine große Plastizität besitzen, sonst wären die außerordentlichen Umwandlungen morphologischer und physiologischer Art während ihres Individualzyklus nicht möglich. Infolge seiner Plastizität konnten wir auch bei *Sicyases* durch Thymektomie und experimentell gesetzte Hungerzustände eine Veränderung der Körperform und des Skeletts erzielen.

Es liegt nun nahe, die experimentell bewirkten Umdifferenzierungen bei *Sicyases* mit den im normalen Lebensablauf des Lachses auftretenden Veränderungen zu vergleichen. Es scheinen gewisse Analogien vorzuliegen.

Bei allen Exemplaren von *Sicyases* trat nach Thymektomie eine Formänderung auf. Die Gestalt der Tiere wurde schlank und torpedoartig, die Schnauze wurde spitzer. Diese Merkmale waren besonders ausgeprägt bei Tieren vor Eintritt der Geschlechtsreife.

Bei Thymektomie nach Eintritt der Geschlechtsreife erfolgte zwar auch eine gleichsinnige Umgestaltung, doch war sie geringer. Bei hungernden Tieren trat ein entsprechender Gestaltwandel ein, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei den vor der Geschlechtsreife thymektomierten *Sicyases*. Durch Messungen wurde dargetan, daß die Formänderung auf der Abnahme verschiedener Breiten- und Höhenmaße im Verhältnis zur Länge beruht, daß also gegenüber normalen Fischen wohl eine Veränderung der Wachstumsraten der einzelnen Körperpartien erfolgt ist. Röntgenuntersuchungen ergaben, daß mit dem Wandel der äußeren Form gleichsinnige Proportionsänderungen am Skelett einhergingen. Es wäre eine zwar schwierige, aber lohnende Aufgabe, die Wachstumsraten der einzelnen Skelettelemente thymektomierter und normaler Tiere zu vergleichen. Doch würde das im Rahmen dieser Untersuchung zu weit führen.

Die Tatsache der gleichsinnigen Formänderung nach Thymektomie und Hungerzuständen bei *Sicyases* läßt den Schluß zu, daß der Thymus ein morphogenetisches Organ ist. Sein restloser plötzlicher Ausfall bewirkt eine rasche Änderung der typischen Körperform. Diese Änderung ist bedeutender bei Tieren, die vor der Geschlechtsreife thymektomiert waren. Da der Thymus eine Reife-Involution erleidet, erklärt sich die schwächere Reaktion bei größeren Tieren infolge seiner zu diesem Zeitpunkt an sich schwächeren Wirksamkeit. Bei Hungerzuständen erfolgt gleichfalls eine Involution des Thymus, dadurch wird seine Wirkung allmählich geringer, und die Formänderung tritt langsamer und schwächer ausgeprägt ein als bei kleineren thymektomierten Tieren.

Während seiner Laichwanderung macht der Lachs außerordentlich große Veränderungen seiner Körperform durch. Der „Laichlachs“ ist dorsoventral und seitlich abgeplattet und schlank, also ähnlich verändert wie thymektomierte *Sicyases*. Sein Kopf ist durch Verlängerung der Schnauze und erhebliches Längen-, aber nur geringes Breitenwachstum einzelner Schädelknochen verschmälert und zugespitzt. Also liegen die Veränderungen auch hier in ähnlicher Richtung wie bei thymektomierten *Sicyases*. Während der Laichwanderung befindet sich der Lachs bei reifenden Gonaden im Stadium der Synchronie, nimmt also keinerlei Nahrung auf. Der Gedanke liegt nahe, daß in dieser Periode der Thymus bei seiner auch von Jonson (1909) nachgewiesenen großen Empfindlichkeit gegenüber Veränderungen im allgemeinen Ernährungszustand eine

Hungerinvolution erleidet und daß dadurch die Umwandlung der Körperform zu erklären wäre.

Die Wachstums- und Umwandlungsvorgänge stellen außerordentliche Leistungen des Organismus dar. Es ist als sicher anzunehmen, daß nach dem Fortfall der dämpfenden Wirkung des Thymus die Schilddrüse als Stoffwechsel regulierendes Organ eine Aktivitätssteigerung erfährt. Bei der engen Korrelation der endokrinen Organe wäre auch eine Änderung an der Hypophyse zu erwarten als dem übergeordneten innersekretorischen Organ und damit auch an den von ihr gesteuerten übrigen Organen.

### Zusammenfassung

Der Untersuchung liegt das Problem zugrunde, ob der Thymus wie bei *Xenopus laevis* (nach Harms) auch bei Teleosteen ein morphogenetisches Organ ist. Auf Grund dieser Fragestellung wurde bei *Sicyases sanguineus*, dem chilenischen „Krötenfisch“, eine restlose Thymusexstirpation bei Tieren von 4,5 bis 13,2 cm Totallänge ausgeführt.

Die normalerweise durch die breit ausladende Kopf-Kiemens-Region kaulquappenartige Gestalt der Tiere wurde nach Thymektomie torpedoartig. Die stumpfe Schnauze der normalen Tiere wurde spitzer, die Augen wurden tiefer in die Orbita verlagert.

Diese Änderung der Körperform begann bereits 15 Tage nach der Thymusexstirpation und erreichte ihr Maximum in der Zeit vom 18. bis zum 76. Tage nach Versuchsbeginn.

Die Umgestaltung war bei Tieren ab 11,6 cm Länge (nach Eintritt der Geschlechtsreife) geringer als bei Tieren, die vor der Geschlechtsreife operiert worden waren.

Eine gleichsinnige Änderung der Körperform erfolgte bei Tieren, die ohne Fütterung gehalten worden waren, weil ihre Thymen eine Hungerinvolution durchgemacht hatten.

Durch Messungen und Berechnungen der entsprechenden Indizes wurden die Änderungen der äußeren Körperform in ihrem Ausmaß festgelegt.

Röntgenbilder zeigen, daß am Skelett der thymektomierten Tiere entsprechende Umdifferenzierungen eingetreten sind. So hat z. B. die Breite der Supracleithren gegenüber den Kontrolltieren abgenommen.

Aus den geschilderten Befunden wird der Schluß gezogen, daß der Thymus auch bei Teleostern ein morphogenetisches Organ ist.

Die experimentell erzielten Änderungen der Körperform bei *Sicyases* werden mit ähnlichen Erscheinungen bei Salmoniden verglichen, die während der Laichwanderung bei einem „physiologischen Hungerzustand“ eintreten.

### Schrifttum

- Briggs, John C.: A Monograph of the Clingfishes (Order *Xenopterygii*). Stanford Ichthyological Bulletin 6 (1955). — v. Buddenbrock, W.: Vergleichende Physiologie IV, Hormone, 1950. — Deanesly, Ruth: The Structure and Development of the Thymus in Fish, with special reference to *Salmo Fario*. Quarterl. Journ. Micr. Sci. Vol. 71 (1928). — Fontaine, M. et Baradue, M. M.: Influence d'une thyroxinisation prolongée sur l'euryhalinité d'un Salmonide, la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii* rich.). C. r. Soc. Biol. (Paris) Vol. 148 (1954) 1942–1944. — Hammar, J. Aug.: Zur Kenntnis der Teleostierthymus. Arch. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. 73 (1909) 1–68. — Harms, J. W.: Wandlungen des Artgefüges unter natürlichen und künstlichen Umweltbedingungen. Tübingen 1934. — Harms, J. W.: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. 4. Mitteilung: Experimentell hervorgerufener Medienwechsel: Wasser zu Feuchtluft bzw. zu Trockenluft bei *Gobiiformes* (*Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus*). Z. w. Z. 146 (1935) 417–462). — Harms, J. W.: Der Thymus bei *Xenopus laevis* Daud. Verhandl. d. Deutschen Zoologen in Kiel 1948. 232–242. — Harms, J. W.: Experimentell-morphologische Untersuchungen über den Thymus von *Xenopus laevis* Daudin. Morphol. Jahrb. 92 (1952) 256–338. — Harms, J. W.: Extirpation mit anschließender Transplantation des Thymus bei *Xenopus laevis* Daudin. Zeitschr. Naturforsch. Bd. 7b (1952) 622–630. — Harms, J. W.: Beobachtungen über Todesfälle bei *Xenopus laevis* Daudin nach Thymushyperplasie. Zeitschr. Naturforsch. Bd. 7b (1952) 83–88. — Harms, J. W.: Bekämpfung der Ausfallserscheinungen nach Thymektomie bei *Xenopus laevis* Daudin durch Implantation von Dauertabletten aus juvenilem Säugerthymus. Zeitschr. Naturforsch. Bd. 10b (1955) 648–658. — Harms, J. W.: El Timo. Arch. Espan. de Morfol. XIII (1957) 133–146. — Hoar, William S.: Hormones in fish. University of Toronto, Biological series Nr. 59 (1951) 1–51. — Hoar, William S.: Control and timing of fish. migration. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. Vol. 28 (1953) 437–452). — Jonson, Arvid: Studien über die Thymusinvolution. Die akzidentelle Involution bei Hunger. Arch. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. 73 (1909) 390–443. — Mann, Guillermo F.: La Vida de los Peces en aguas chilenas. Santiago de Chile, 1954. — Maurer, Friedrich: Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. 11 (1886) 129–175). — Maurer, Friedrich: Die Entwicklung des Darmsystems. Hertwigs Handb. vgl. u. exper. Entwicklungsgesch. B. II (1902) 109–252. — Menzies, W. J. M.: The Salmon, its Life Story. William Blackwood and Sons, Edinburgh and London, 1925. — Miescher, F.: Statistische und biologische Beiträge zur



Kenntnis vom Leben des Rheinlachs im Süßwasser. In „Die histochemischen und physiologischen Arbeiten von Friedrich Miescher“ Bd. 2, Leipzig 1897. — Miescher, F.: Über das Leben des Rheinlachs im Süßwasser, *ibid.* — Miescher, F.: Biologische Studien über das Leben des Rheinlachs im Süßwasser, *ibid.* — Mislin, Hans: Der Phasenwechsel des Rheinlachs (*Salmosalar* L.). *Rev. Suisse de Zoologie*, T. 48 Suppl. (1941) 1-181. — Robertson, O. H.: Production of the silvery smolt stage in rainbow trout by intramuscular injection of mammalian thyroid extract and thyrotropic hormone. *Journ. exper. Zool.* Vol. 110 (1949) 337-352. — Starks, Edwin: The osteology of *Caularchus macandricus* Girard. *Biol. Bull.* Vol. IX (1905) 292-303. — Tchernavin, V.: Changes in the Salmon Skull. *Transactions of the Zool. Soc. London*, Vol. XXIV, Part 2 (1938) 103-184. — Yañez, A.: *Parmenio. Peces utiles de la Costa Chilena.* *Revista de Biología Marina, Valparaiso*, Vol. VI (1955) 29-81.

Dr. Alice Lieber, Marburg/Lahn,  
Anatomisches Institut, Robert-Koch-Str.

# **Die Embryogenese des Hydrocephalus und der Kleinhirnmißbildungen beim Dreherstamm der Hausmaus<sup>1</sup>**

Von

**D. Bierwolf**

Mit 20 Abbildungen

(Eingegangen am 24. Oktober 1957)

## **Inhaltsübersicht**

I. Einleitung .....	543
II. Material und Technik .....	545
III. Manifestierung der Anomalie bei Erwachsenen .....	548
IV. Embryologie der Anomalie vom 11. Tage bis zur Geburt .....	552
1. 11. Tag .....	552
2. 12. Tag .....	557
3. 13. Tag .....	558
4. 14. Tag .....	561
5. 15. Tag .....	566
6. 16. Tag .....	571
7. 17. Tag .....	574
8. 18. Tag .....	577
V. Postnatale Entwicklung .....	579
1. Neugeborene .....	579
2. 1.-10. Tag .....	588
VI. Diskussion .....	593
VII. Zusammenfassung .....	609
VIII. Literatur .....	610

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

## I. Einleitung

Durch Hydrocephalus bedingte Gehirnmißbildungen treten relativ häufig in der Humanpathologie in Erscheinung. Als Ursache für die Ansammlung einer anomal großen Menge von Cerebrospinalflüssigkeit in den Hirnventrikeln werden sehr verschiedene Tatsachen beschrieben.

E. H. Kehrer (1955) gibt eine ausführliche Zusammenstellung und Beschreibung der Ursachen und Erscheinungen des Hydrocephalus. Seiner Arbeit ist zu entnehmen, daß meist mechanische und resorptive Störungen vorliegen, die nur selten erblich festgelegt sind, sondern sich erst nach der Geburt infolge von Infektionen, Traumen usw. entwickeln.

Die Aufklärung der erblichen Hydrocephalie beim Menschen stößt besonders dann auf Schwierigkeiten, wenn es sich um congenitale Fehlbildungen handelt, da embryologische Untersuchungen in einer kontinuierlichen Reihe beim Menschen nicht möglich sind.

Zu zahlreichen menschlichen Erbleiden haben sich jedoch Parallelen in der Säugerpathologie finden lassen, die ein Studium der Mißbildungen und Störungen am Tiermaterial ermöglichten. Allerdings lassen sich dabei häufig schon an einer Species (z. B. Hausmaus) bedeutende Unterschiede in der Ausbildung der Anomalien bei genetisch unterschiedlichen Stämmen feststellen. So können einerseits phänisch ähnliche Störungen der Embryogenese vollkommen differente Mißbildungen bei den erwachsenen Tieren zum Ergebnis haben, während andererseits eine Mißbildung mit phänischer Übereinstimmung bei den adulten Tieren in der Embryogenese sehr starke Unterschiede aufweisen kann. (Ein Beispiel dafür wird in Abschnitt VI, S. 593 diskutiert.) Daraus folgt, daß eine direkte Übertragung der an Tieren gewonnenen Erkenntnisse auf den Menschen nur begrenzt zulässig ist. Beim Verfolgen einer gestörten Entwicklung am Tier lassen sich jedoch auch Rückschlüsse auf den normalen Verlauf und die normalen Funktionen ziehen, was zu Ergebnissen von allgemein-biologischem Interesse führt, die auch in der Medizin ausgewertet werden können.

Aus der Mäusegenetik sind bisher einige Fälle von Hydrocephalus und Gehirnmißbildungen bekannt, von denen jedoch nur drei embryologisch untersucht und damit in ihrer Ursache genau geklärt sind. Eine Zusammenstellung dieser Mißbildungen gibt Grüneberg in seinem „Genetics of the Mouse“ (1952):

Grüneberg selbst (1943) bearbeitete einen „Congenital Hydro-

cephalus“ (Symbol: „ch“), bei dem Chondrifikationsstörungen im Basicranium und im Skelett vorliegen. Die Störungen in der Schädelbasis führen zur Verkürzung des Daches des 4. Ventrikels und dadurch zum Fehlen des Foramen Magendie (Apertura mediana ventriculi IV.). Der Liquorabfluß ist verhindert, und es bildet sich ein Hydrocephalus internus aus.

1932 beschrieb Clark den Hydrocephalus-1 (Symbol: „hy-1“). Er gibt als Ursache Verschuß des Aquaeductus Sylvii an und findet eine Abflachung des Cerebellums.

Bonnevie, Brodal, Harkmark (1943, 1944, 1946) haben den „hy-1“ näher untersucht und beschreiben bei erwachsenen Tieren Kleinhirnmißbildungen, die mit denen des Dreherstammes nahezu identisch sind. Die Kleinhirnanomalie manifestiert sich in einer großen Variationsbreite von normal bis stark defekt und besteht in einer Spaltung des Kleinhirns infolge Fehlens des Vermis cerebelli. Die von Clark als Ursache genannte Aquaeduct-Obstruction kann Bonnevie als Secundärerscheinung aufklären und die Ursache auf erhöhte Liquorproduktion zurückführen. Letztere soll nach Angabe der Autoren durch eine gestörte Flüssigkeitsbalance in den sehr frühen Embryonalstadien bedingt sein. Der Flüssigkeitsüberschuß in den extraembryonalen Geweben wird in die mesenchymalen Gewebe des Embryos überführt. Mit Entwicklung der Plexus chorioidei (12. Tag) findet dann durch diese eine Transsudation der anomal großen Flüssigkeitsmenge in die Ventrikel hinein statt, was zu deren Auftreibung und damit zum Hydrocephalus führt. Das Foramen anterius wird nicht in die Plexusbildung einbezogen und trennt diesen vom Kleinhirn, was sowohl im Kleinhirn, als auch in den übrigen Regionen des Ventrikeldaches Defekte zur Folge hat. Nach der Geburt soll sich dann ein Gleichgewicht zwischen Produktion und Resorption des Liquors einstellen.

Die zahlenmäßige Zuordnung der frühen zu den späteren Embryonalstadien ist nach Grüneberg (1952) nicht gesichert, wie auch die Erklärung der Flüssigkeitsverhältnisse fraglich erscheint (s. auch Abschnitt VI!).

Zimmermann (1933) macht mit einem Fall von Hydrocephalus bei der Hausmaus bekannt, dem „hy-2“, der dem „hy-1“ ähnlich ist. Ursache, Anatomie und Embryologie sind nicht bekannt.

Zwei weitere Hydrocephali werden von Grüneberg (1943) als „hy-3“ und von Kobozieff und Pomrianskinsky-Kobozieff (1947) beschrieben, von denen aber nichts näher bekannt ist.



Bonnevie (1936, 1940) berichtet in näheren Untersuchungen über den Shaker-short-Stamm von Dunn (1934), bei dem ebenfalls eine gestörte Zirkulation der Cerebrospinalflüssigkeit auftritt, und zwar als Folgeerscheinung einer Verkürzung des Daches des 4. Ventrikels. Bei späteren Embryonen treten Gehirnhernien infolge der eintretenden Blut- und Liquorzirkulation auf. Als Ursache beschreibt Bonnevie eine Verdickung des Daches des 4. Ventrikels, das auf eine Hypertrophie der ersten Implantationsstadien zurückgeführt werden kann. Die Verdickung der Epithelien im Rautenhirndach bewirkt die abortive Bildung des Plexus chorioides und das Ausbleiben der Bildung des Foramen Magendie. Durch die defekte Plexusentwicklung steigt der Blutdruck. Es bleibt nicht bei den Störungen im Gehirn, sondern auch die Herzfunktion wird beeinträchtigt, und diese bewirkt wieder die Hirnhernien. Die Verdickung der Dachbezirke und das Fehlen des Foramen Magendie ist für unsere Betrachtungen von großer Wichtigkeit, da die gleiche Anomalie auch hier die Ursache für die Fehlbildungen des Gehirns ist, die allerdings anderer Art sind, als die beim Shaker-short-Stamm.

1951 berichteten Dr. U. Sierts-Roth und Dr. Falconer über eine neue Mutation der Hausmaus mit Innenohranomalien und Hydrocephalus. Letzterer bedingt Mißbildungen des Cerebellums, deren Ausbildung von mir 1956 (als Manuskript gedruckt) beschrieben wurden. Um eine genaue Vorstellung über die Entstehung des Hydrocephalus und der Kleinhirnmißbildungen zu erhalten, wurden jetzt die einzelnen Stadien der Embryogenese und der juvenilen Entwicklung des Gehirns untersucht. Die Ergebnisse werden in der vorliegenden Arbeit dargestellt. Das Hauptgewicht liegt dabei auf morphologisch-anatomischen Untersuchungen derjenigen Abschnitte, die von Bedeutung bei der Pathogenese des Hydrocephalus und der Cerebellardefekte sind. Abweichungen in der Histologie der Fasern und der Hirnkerne wurden nicht speziell untersucht.

## II. Material und Technik

Der Dreherstamm der Hausmaus geht zurück auf eine Spontanmutation bei wildlebenden Mäusen. Die Mutanten wurden 1948 von Dr. Fr. Goethe in einer Zuckerfabrik gefunden und von Dr. U. Sierts-Roth und Dr. Falconer (1951) weitergezüchtet und beschrieben. Die beiden Autoren klärten den Erbgang der Anomalie und stellten eine monofaktorielle, recessive Vererbung fest. Sie bezeichneten das mutierte Gen mit dem Symbol „dr = Dreher“.

Kreuzungen mit anderen Stämmen aus der Tanzmausgruppe ergaben eine Nichtidentität mit diesen Mutationen.

Im Institut von P. Hertwig (Halle) wurde der Dreherstamm aus einem Paar weitergezüchtet, das Fr. Dr. Sierts-Roth freundlicherweise zu diesem Zweck überließ. Die genetischen Befunde von Halle stimmen mit denen von Sierts-Roth und Falconer überein (Fischer, 1956). Die beiden Autoren finden in ihrem belasteten Material 5% Hydrocephali. In den Würfen unserer Zuchten sind bei der Geburt 11% wasserköpfige Tiere festzustellen. Wie jedoch schon früher angenommen wurde (Bierwolf, 1956) und wie jetzt durch die embryologischen Befunde bestätigt werden kann, sind alle Dreher als Hydrocephali zu bezeichnen, die aber eine starke Variabilität in der Stärke ihrer Ausbildung zeigen, so daß nur 11% davon makroskopisch als Wasserköpfe erkannt werden können. Die Unterschiede in den Zahlen bei Sierts-Roth und uns gehen wahrscheinlich sowohl auf längere Inzucht, als auch auf unterschiedliches genetisches Milieu zurück.

Das zu den embryologischen Untersuchungen benötigte Material wurde aus Rückkreuzungen heterozygoter  $dr^+dr^-$  ♀♀ mit homozygoten  $dr-dr$  ♂♂ gewonnen. Diese Art der Kreuzung mußte gewählt werden, da die homozygot belasteten ♀♀ sich wohl mit Drehermännchen paaren lassen, aber nur sehr selten werfen und Junge aufziehen. Allerdings trat diese Tatsache erst in der letzten Zeit in Erscheinung, denn früher waren auch die homozygoten Dreherweibchen fruchtbar. Es mag dabei wohl die laufende Inzucht eine Rolle spielen. Die Ursache der Störung ist nicht bekannt. Eventuell kommt es nicht zur Implantation der Keime, da die Tiere starke Hyperaktivität zeigen und laufend im engeren oder weiteren Kreise drehen, so wie es P. Hertwig (1944) auch für den Kreislerstamm beschrieben hat. Dazu kommt Kopfwerfen („stoßen“) und „schütteln“. Infolge der Schwierigkeit der Kreuzung homozygoter Tiere untereinander war die Beschaffung von vollständig homozygoten Würfen für die Untersuchung der frühen Embryonalstadien sehr schwierig. Es konnte fast ausschließlich nur auf gemischte Würfe zurückgegriffen werden. Diese Schwierigkeiten machten zum Teil auch eine Klärung der Frühembryogenese unmöglich.

Die neugeborenen Tiere stammen aus Kreuzungen von heterozygot  $\times$  heterozygot, heterozygot  $\times$  homozygot und zum Teil auch homozygot  $\times$  homozygot. Es wurden dabei sowohl Tiere untersucht, die als Hydrocephali erkennbar waren, als auch solche, die

äußerlich keine Anzeichen dafür trugen. Die erkennbaren Wasserköpfe sind in ihrer Vitalität zum Teil erheblich gestört. Es bestehen 2 Krisen, einmal in den ersten Tagen nach der Geburt und zum anderen bei 4 Wochen. Werden diese kritischen Punkte überwunden, dann können sie 12 Monate und älter werden, wobei sich der Wasserkopf beim erwachsenen Tier äußerlich nicht mehr feststellen läßt. Sehr starke junge Hydrocephali zeigen erhebliche Störungen: Sie sind ataktisch, spreizen die Extremitäten meist einseitig vom Körper ab und rollen sich um die Längsachse. Letztere Erscheinung zeigen auch die Dreher ohne deutlichen Hydrocephalus. Der Schädel ist bei Neugeborenen transparent und stark gewölbt.

Das Alter der Embryonen wurde mit Hilfe des Vaginalpfropfes bestimmt. Morgens wurde auf diesen geprüft und die Tragzeit von diesem Tage an gerechnet, wobei der Tag nach dem Pfropf als 1. Embryonaltag gezählt wurde. Außerdem wurde stets noch die Embryonentabelle von Grüneberg (1943) zur Bestimmung benutzt.

Die Altersangaben stimmen mit denen von Bonnevie und Brodal (1946) nicht genau überein. Die angegebenen Fakten der Embryonalentwicklung finden sich bei diesen beiden Autoren jeweils in früheren Stadien. Die Ursache dieser Differenzen konnte nicht geklärt werden.

Die Embryonen wurden in Bouin fixiert und über Methylbenzoat in Paraffin eingebettet. Für Neugeborene diente als Fixierungsflüssigkeit Susa, um gleichzeitig zu entkalken. Alle Embryonen wurden nach der Fixierung photographiert, um normale und belastete Tiere auch äußerlich vergleichen zu können. Normale und belastete Tiere lassen sich nur bis zum 11tägigen Stadium äußerlich unterscheiden. Bei allen späteren Stadien ist die Erkennung der Dreher nur an den Schnitten möglich.

Die Blöcke wurden mit Hilfe von Richtlinien in der Grundplatte ausgerichtet, um möglichst genaue mediane Sagittalschnitte herstellen zu können. Die Schnittdicke beträgt 7 bis 10  $\mu$ . Gefärbt wurde HE, van Gieson und Azan.

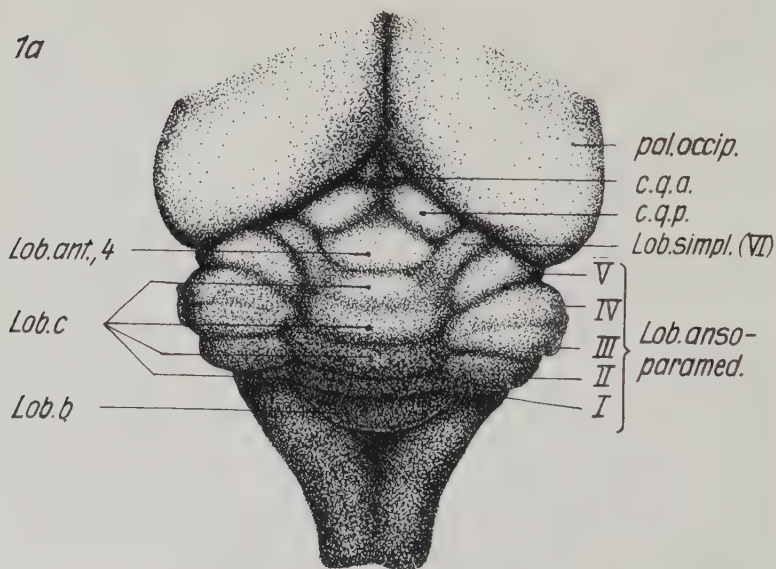
Zum Zeichnen der Schnittbilder diente ein Zeiss-Mikroprojektionsspiegel. Die Mikroaufnahmen sind mit dem Lumipan-Mikroskop von VEB Zeiss-Jena und der Miflexeinrichtung mit Exakta-Varex hergestellt. Als Objektive dienten Apochromate. Der Maßstab ist jeweils angegeben. Die Photos der Totalembryonen sind mit der Exakta-Varex, Tessar 1:2,8, angefertigt.

### III. Manifestierung der Anomalie bei Erwachsenen

Zum Verständnis der Embryogenese sei aus meiner früheren Arbeit (1956) eine Kurzbeschreibung der Verhältnisse am Hirn der erwachsenen Tiere vorangestellt (siehe auch Abb. 1).

Bei erwachsenen Drehern manifestiert sich die Mutation einerseits in Gehirnmißbildungen, die durch einen mehr oder weniger starken Hydrocephalus hervorgerufen werden und andererseits in einer defekten Ausbildung des Innenohrs mit Erweiterung bzw. Verengung der Bogengänge, Auftreibung von Utriculus und Sacculus und abgeändertem Cortischen Organ (Dr. H. Fischer, 1956). Wahrscheinlich stehen Hydrocephalus, Gehirn- und Innenohr-anomalien in causalem Zusammenhang. (Abb. 1a-e).

Im Gehirn der Dreher kommt es zur Auftreibung des gesamten Ventrikelsystems und zur Verdünnung der Gehirndecke vor allem in den medianen Partien des Cerebellums, also im Vermis cerebelli. Sehr reduziert ist meist auch die caudale Mesencephalondecke (Vierhügelplatte). Das Cerebellum ist in zwei Hälften gespalten, da der Vermis cerebelli mehr oder weniger stark reduziert ist. Häufig sind beide Hemisphären nur noch durch eine schmale Faserbrücke miteinander verbunden. Am stärksten sind die caudalen Abschnitte des Vermis betroffen, so daß nur wenige Kleinhirne caudal geschlossen und nahezu normal sind. Rostral der Fissura prima ist die





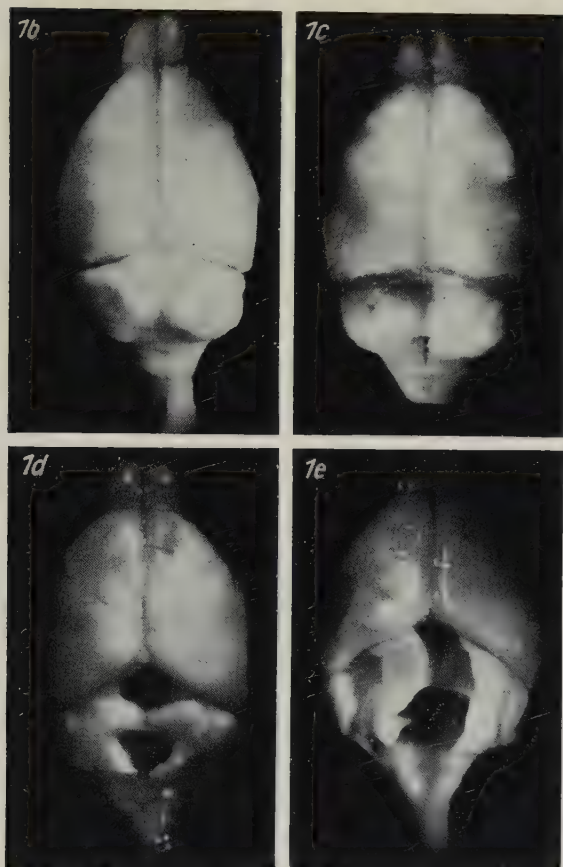


Abb. 1. Variabilität der Anomalie bei Erwachsenen  
a: normales Cerebellum; b—e: Hydrocephali. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)

Reduktion der Cerebellarsubstanz weitaus geringer. Der Lobus anterior ist in seinen 4 Anteilen meist vollständig entwickelt, zeigt aber in der Medianen stets Spaltbildungen und Verwerfungen der Folia. Es wäre also festzuhalten, daß im Vermis cerebelli die Reduktion und Fehlbildung der einzelnen Lobuli von rostral nach caudal an Stärke zunimmt.

Die Löcher und Spalten im Cerebellum sind entweder von einer dünnen Platte aus Nervengewebe und von Pia mater oder nur von letzterer überdeckt. Niemals besteht aber durch sie eine offene Kommunikation mit dem Subarachnoidalraum.

Die Defekte bleiben nicht auf den Vermis des Kleinhirns beschränkt,

sondern betreffen auch dessen Hemisphären. Hier ist die Schädigung der Lobuli aber weitaus geringer. Vor allem sind die dorsalen Partien der Folia reduziert. Meist sind es nur begrenzte Bezirke, in denen es zur Reduktion der Substanz gekommen ist, so daß in manchen Cerebella Löcher entstehen. Insgesamt sind jedoch die Hemisphären der defekten Kleinhirne ebenfalls mehr oder weniger stark in ihrer quantitativen Ausbildung gegenüber den normalen zurückgeblieben.

Zu den Hemisphären rechnen auch Paraflocculus und Flocculus. Ersterer ragt bei der Maus in die Fossa subarcuata hinein, die durch die Auftreibung des Bogengangsystems jedoch verengt ist und den Paraflocculus nicht zur vollen Entfaltung kommen läßt. Der Flocculus liegt am dorsalen Dach des Recessus lateralis ventriculi IV., der stets aufgetrieben ist und den Flocculus dadurch in seiner Entwicklung hemmt.

Wie schon erwähnt, beschränkt sich die Verdünnung der medianen Anteile des Gehirns nicht auf das Kleinhirn, sondern greift auch auf das Mittelhirn über. Die Lamina quadrigemina ist demzufolge in schweren Fällen von Hydrocephalus entweder sehr dünn, oder es ist zu ihrer Spaltung gekommen, so daß man von außen den Eingang zum Aqueductus Sylvii erkennen kann. Diese Verbindung zwischen dem 3. und 4. Ventrikel ist stets durchgängig, nur in ganz wenigen Fällen läßt sich eine schwache Verengung erkennen, die wohl durch den Druck der dilatierten Großhirnhemisphären auf die vorderen Abschnitte bedingt ist, so wie Bonnevie es auch für den „hy-1“ annimmt.

Die Plexus chorioides sind in den erwachsenen Drehergehirnen mit Hydrocephalus sehr unterschiedlich entwickelt. Eine quantitative Beurteilung konnte nicht vorgenommen werden, da es beim Schneiden der Gehirne an diesen Gebilden leicht zu Artefacten kam. Stets ragen die Adergeflechte in die erweiterten Liquorräume hinein und sind weniger gefaltet, als bei normalen Tieren.

Histologisch zeigen die Cerebella folgende Abweichungen vom normalen Bild: Die Rinde des Kleinhirns ist in ihrer Entwicklung gehemmt und zeigt an zahlreichen Stellen Anomalien. An der Oberfläche fehlt in großen Bezirken die Molekularschicht. Die Körnerschicht liegt in diesen Bezirken direkt unter der Pia mater oder grenzt an die entstandenen Liquorräume. An der Ventrikelgrenzfläche ist sie stets von einer dünnen Lamelle von Marksubstanz und von Ependym bekleidet. Letzteres fehlt allerdings in großen

Bereichen ebenfalls. Nur dort, wo die Körnerschicht quer zu ihrer Längsausdehnung unterbrochen ist, fehlt ihr auch der Überzug aus Marksubstanz. In sehr stark defekten Kleinhirnen fehlt mitunter auch die Körnerschicht, so daß weiße Marksubstanz direkt an die Oberfläche tritt.

In den Hemisphären mehrerer Kleinhirne traten Stellen mit starker Heterotopie der einzelnen Rindenschichten zutage. Molekularschicht, Körnerschicht, Purkinjezellen und Marklager liegen hier ungeordnet durcheinander.

Die beschriebenen Kleinhirnmißbildungen der erwachsenen Dreher-Hydrocephali unterliegen einer starken Variation in der Ausbildung der Defekte. Es ließ sich eine Variationsreihe von fast normalen bis zu äußerst stark mißbildeten Cerebella zusammenstellen. Abbildung 1 gibt auszugsweise 4 dieser Gehirne wieder, die etwa die einzelnen Stadien der Kleinhirnreduktion veranschaulichen.

Es soll im folgenden gezeigt werden, wie sich die beschriebenen Anomalien bei erwachsenen Drehern in ihren Grundzügen aus den Fehlbildungen bei Embryonen ableiten und in ihren kausalen Zusammenhängen erklären lassen.

In den Abbildungen werden folgende Abkürzungen gebraucht

A. m. i.	= Area membranacea inferior
A. m. s.	= Area membranacea superior
Ap. lat.	= Apertura lateralis
Ap. med.	= Apertura mediana ventriculi IV.
Bog.	= Bogengang
CER	= Cerebellum
c. q. a.	= Corpus quadrigeminum anterius
c. q. p.	= Corpus quadrigeminum posterius
Cist.	= Cisterna cerebello-medullaris
Fiss. praec.	= Fissura praeculminata
Fiss. prim.	= Fissura prima
Fiss. sec.	= Fissura secunda
For. ant.	= Foramen anterius
Kö., embr.	= embryonale Körnerschicht
Kö., inn.	= innere Körnerschicht
lob. a.	= Lobulus a (Nodulus)
lob. b	= Lobulus b (Uvula)
lob. c	= Lobulus c (nach Bolk, 1906)
Lob. ant.	= Lobus anterior
Lob. anso-param.	= Lobus anso-paramedianus
Lob. simpl.	= Lobulus simplex

lob. 1—4 (1—4)	= Lobuli 1—4 des Lobus anterior
Med. obl.	= Medulla oblongata
Mesbd.	= Mesenchymales Bindegewebe
MES	= Mesencephalon
Mol.	= Molekularschicht
Nucl. int.	= Nucleus interpositus
Nucl. lat.	= Nucleus lateralis
Nucl. med.	= Nucleus medialis
Ol.	= Oliven
Pl. eh.	= Plexus chorioides
pol. occipit.	= Polus occipitalis cerebri
Rec. lat.	= Recessus lateralis ventriculi IV.
Sadr.	= Subarachnoidalraum
sec. Dehng.	= sekundäre Dehnung
sec. Ap.	= sekundäre Apertur
TEL	= Telencephalon
Vel. med. ant.	= Velum medullare anterius
Ventr. IV.	= Ventriculus IV.
Verd.	= Verdickung
I—VI	= Crus I—VI
□	= Gewebsauflockerung im caudalen Abschnitt des Kleinhirns

#### IV. Embryologie der Anomalie vom 11. Tage bis zur Geburt

##### 1. 11. Tag (Abb. 2 und 3)

Bei normalen Embryonen ist in der Nackenregion ein rhombischer Bezirk erkennbar, der durch eine transparente Decke charakterisiert ist. Dieser Bereich läuft in einer Spitze in die dorsale Rhaphé des Rückenmarksrohres aus. Im cranialen, nach dem Mesencephalon zu liegenden Abschnitt befindet sich eine ovale Stelle, die stark durchscheinend ist: die Area membranacea superior (Weed, 1917) oder das Foramen anterius (Bonnievie, 1931). Abbildung 2 zeigt diese Verhältnisse beim normalen und bei zwei pathologischen Tieren. (Abb. 2a—c). Dieses Foramen des 4. Ventrikels ist für den Abtransport bzw. den Austausch der Cerebrospinalflüssigkeit bis etwa zum 12. Tage verantwortlich. Caudal dieser Apertur ist beim normalen Embryo das Ventrikeldach transparent oder nur wenig verdickt, besonders in der Medianlinie. Vergleicht man dagegen diesen Bereich des Dreherembryos mit dem normalen Bild, so lassen sich folgende Abweichungen feststellen (Abb. 2b, c): Die transparente Zone ist insgesamt etwas kleiner. Das Foramen anterius ist wie beim normalen Embryo vorhanden, aber hinter ihm ist das Ventrikeldach nicht mehr durchscheinend, sondern stark verdickt, besonders beim Embryo c. Die



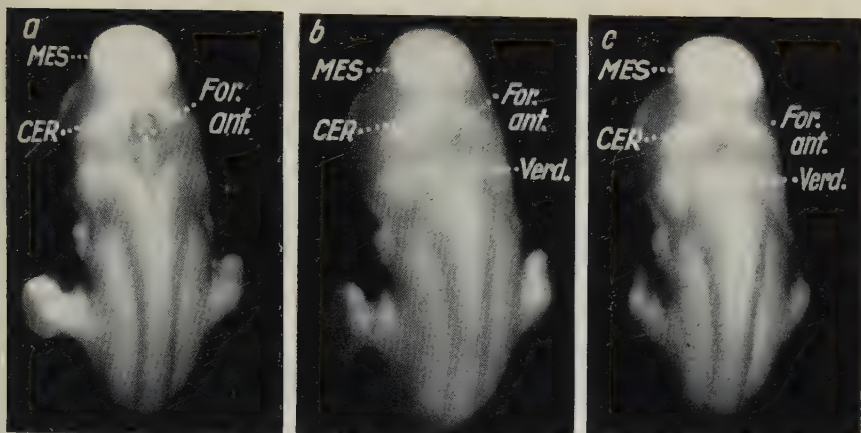


Abb. 2. Embryonen 11 $\frac{1}{2}$  Tage. a: normal; b, c: Dreher

zum Rückenmark hin zeigende Spitze fehlt völlig. Die seitlichen Lippen des Rautenhirns sind also beim belasteten Embryo in der Medianen in ihrer Verschmelzungszone wesentlich weiter nach cranial vorgeschoben als beim normalen. Diese Tatsache läßt sich in den Schnittserien ebenfalls nachweisen und bildet den Ausgangspunkt für die Fehlbildungen im Laufe der Embryogenese.

In Sagittalschnitten durch 11 $\frac{1}{2}$ tägige Embryonen ergeben sich Bilder, die die äußerlichen Befunde sehr gut bestätigen (Abb. 3a, b):

Der Schnitt durch den normalen Embryo zeigt das gesamte Gehirn mit dem auf diesem Stadium noch relativ weiten Ventrikelsystem. Die Wände sind noch schwach entwickelt und nur wenige Zellagen dick. Für unsere Betrachtungen ist besonders das Dach des 4. Ventrikels von Bedeutung, also der Abschnitt zwischen dem noch flachen, in eine epitheliale Lage übergehenden Kleinhirnwulst und dem Übergang zur Medulla bzw. dem caudalen Rand der Rauten-grube. Caudalwärts des Kleinhirns, das zu einer dünnen Lamelle ausläuft, schließt sich die Area membranacea superior an, deren epitheliale Bedeckung direkt an das Mesenchym grenzt, das das Gehirn umgibt. Diese Apertur gilt auf diesem Stadium verantwortlich für den Abtransport der Cerebrospinalflüssigkeit in das mesenchymale Gewebe außerhalb des Gehirns. (Abb. 3a—c.)

Caudalwärts schließt sich an das Foramen anterius eine einschichtige Lage aus kubischen Epithelzellen an, auf die sich von außen her Gefäßkapillaren auflagern. Diese Region wird vom 12. Tage an zum Plexus chorioides umgewandelt. Am 11. Tage ist sie

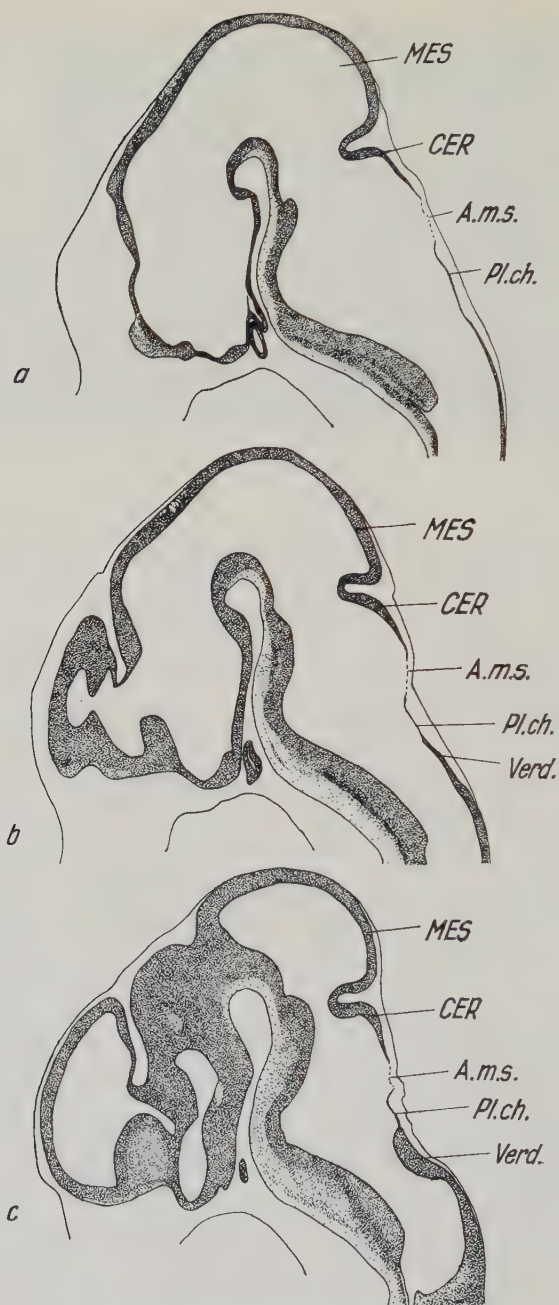


Abb. 3. Embryonen 11 $\frac{1}{3}$  Tage; Sagittalschnitte  
a: normal; b, c: Dreher. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)

noch eine flache, ungefaltete Platte. Sie geht direkt in das caudale Dach des Myelencephalons (hinterer Rand der Fossa rhomboidea) über, das hier beim normalen Embryo nur wenige Zellagen dick ist (3 bis 4) und nur mäßig weit über die Nackenbeuge des Myelencephalons hinausragt.

Beim Dreherembryo lassen sich in den einzelnen Abschnitten des Gehirns — außer dem Rautenhirn — keine Abweichungen vom Normaltyp aufzeigen. Im Dach des 4. Ventrikels jedoch kommt es schon auf diesem relativ frühen Stadium zu Abweichungen in der Ausbildung der verschiedenen Anteile. Der Cerebellarwulst sieht noch normal aus, er läuft wie beim normalen zu einer dünnen Spitze aus, an die sich dann — ebenfalls ohne Abweichungen — das Foramen anterius anschließt. Weiter cranialwärts als beim normalen Embryo geht das Foramen in die epitheliale Platte (Lamina tectoria) des späteren Plexus über. Diese ist jedoch erheblich kürzer als die normale Plexusanlage. Am stärksten sind die Anomalien in der Decke des caudalen Myelencephalons, die hier erheblich stärker ausgebildet ist als beim normalen Embryo, vor allem in dem cranialen Abschnitt. Das Plexusepithel geht nicht allmählich in das Gewebe dieser Decke über, sondern an eine einzellige Epithellage schließt sich unvermittelt eine mehrzellige Gewebepatte (Abb. 5b). Die Gefäßkapillaren liegen bei der normalen Plexusanlage in erster Linie über dem Epithel, während sie beim pathologischen stets auch über dem verdickten Teil der Ventrikeldecke zu finden sind, d. h., daß die Plexusbildung auch in diesem Bereich einsetzen wird.

In dieser defekten Ausbildung der caudalen Decke des Ventrikels läßt sich eine gewisse Variabilität feststellen. Als Beispiele dafür seien die beiden Dreherembryonen in Abbildung 2b, c und die zugehörigen Sagittalschnitte in Abbildung 3b, c gegeben. Schon in den Totalphotos kann man erkennen, daß beim Embryo c die Verdickung des caudalen Daches wesentlich stärker ist, als beim Embryo b, wo noch eine kleine transparente Spitze zum Rückenmark hin zu erkennen ist. Auch im Schnitt lassen sich diese Verhältnisse ablesen. Bei Schnitt b ist die Verdickung nicht so stark wie bei Schnitt c, wo das Plexusepithel unvermittelt in den starken Wulst übergeht. Zu Schnitt c muß bemerkt werden, daß er nicht genau in der Sagittalebene liegt. Aus der Verfolgung der Serie konnte aber gesichert werden, daß die Verdickung nicht aus der andersartigen Schnitttrichtung resultiert, was auch durch die Totalphotos belegt wird.

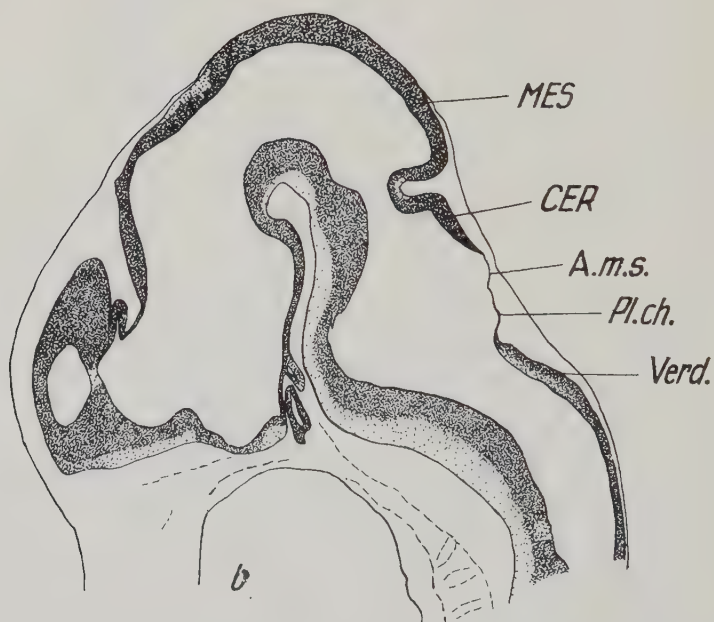
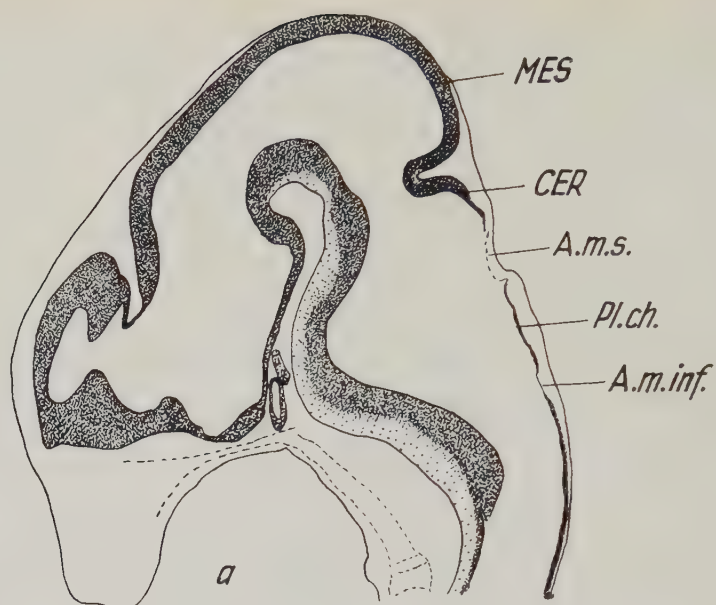


Abb. 4. Embryonen 12 Tage; Sagittalschnitte  
a: normal; b: Dreher. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)



Diese Unterschiede in der Verstärkung der caudalen Ventrikeldcke sind wahrscheinlich die Ursache für die variierende Stärke des Hydrocephalus, was später auch zu diskutieren sein wird.

## 2. 12. Tag (Abb. 4a, b)

Das Kleinhirn besteht auch hier noch aus einem flachen Wulst, der caudal in eine einzellige Lage ausläuft und dann in die Area membranacea superior übergeht. Letztere zeigt noch nahezu die gleiche Ausbildung wie beim 11tägigen Embryo. Die anschließende Plexusanlage beginnt sich allmählich nach dem Ventrikellumen hin vorzuwölben, bedingt durch beginnende Ausbildung der Tela chorioidea, die die Lamina tectoria vor sich her in den Ventrikellraum hineindrückt. Dieser Prozeß steht auf dem 12tägigen Stadium noch in seinen Anfängen und ist nur angedeutet.

Kurz bevor die Plexusanlage in das caudale Ventrikeldach übergeht, läßt sich eine Stelle in der Lamina tectoria feststellen, an der die Epithelzellen lockerer liegen. Ihre Kerne werden chromatinärmer, das Plasma wird heller und deutlicher sichtbar (Abb. 5a). Dieser beschriebene Bereich wird zwischen dem 12- und 13tägigen Stadium zur Area membranacea inferior umgebildet.

Beim pathologischen Embryo von 12 Tagen sind die Störungen im Ventrikeldach, wie sie sich beim 11tägigen anbahnten, wesentlich deutlicher geworden (Abb. 5). Die Kleinhirnanlage hat noch normale Gestalt. Das ganze epitheliale Dach des 4. Ventrikels ist wesentlich kürzer, wie aus Abbildung 5a, b deutlich zu ersehen ist. Beim pathologischen Hirn reicht noch ein Rest des Kleinhirns in das Bildfeld hinein, während beim normalen selbst die Area membranacea superior (Foramen anterius) nicht vollständig abgebildet wird. Diese Situation kommt dadurch zustande, daß die verdickte Decke des 4. Ventrikels wesentlich weiter cranialwärts reicht, was auch aus der Abbildung 4 zu ersehen ist. Die Lamina tectoria, die allmählich zum Plexus eingefaltet wird, ist etwas verstärkt und verkürzt und geht direkt in die dicke Decke des caudalen Ventrikellabschnittes über, die in diesem Falle etwa die 8fache Stärke ihrer normalen Ausbildung erreicht. Wie aus Abbildung 5b ersichtlich ist, wird der verdickte Bezirk von Gefäßkapillaren überlagert, die als Tela chorioidea diesen Bereich bei der Plexusbildung in das Ventrikellumen vortreiben und einfalten sollen, was aber bei der Stärke der Gewebeplatte nicht möglich ist, so daß nur der kurze, epitheliale Bereich dafür in Frage kommen wird. Weiterhin fehlt durch die

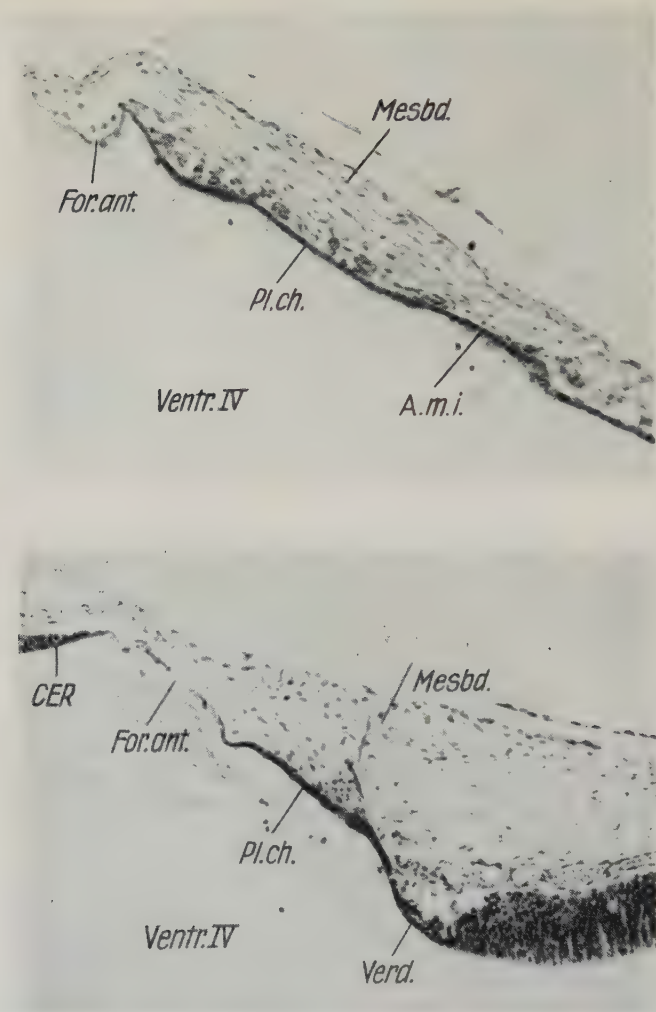


Abb. 5. Dach des 4. Ventrikels; 12tägige Embryonen  
a: normal; b: Dreher, 160mal. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)

starke Ausbildung dieses Dachabschnittes auch die Stelle, an der sich normalerweise die Area membranacea inferior (Foramen Magendie) ausbilden soll, (Abb. 5a, b)

### 3. 13. Tag (Abb. 6)

Der Schnitt durch den pathologischen Embryo liegt nicht genau parallel zur Medianen, sondern ist etwas schräg geführt. Dadurch

korrespondieren die beiden Schnitte nicht genau in den vorderen Regionen. Die für uns wichtige Region des 4. Ventrikels stimmt jedoch überein.

Die Gesamtanlage des Gehirns hat sich in der craniocaudalen Richtung gestreckt und ist stärker gegliedert worden. Der Kleinhirnwulst zeigt histologisch eine angedeutete Gliederung in Schichten von unterschiedlichem Charakter. Bonnevie und Brodal (1946) unterscheiden eine Matrix (zum Ventrikel hin), eine lockere Zwischenschicht und einen äußeren Randschleier, der die embryonale Körnerschicht bildet.

Im Bereich des epithelialen Daches des 4. Ventrikels sind zwischen dem 12. und 13. Tage der Embryonalentwicklung wichtige Veränderungen vorgegangen. Die Einsenkung der Plexusanlage und die Ausbildung der ersten Plexuszotten hat stattgefunden. Zwischen Kleinhirnpalte und Plexus ist das Foramen anterius fast vollständig verschlossen worden und nur noch andeutungsweise vorhanden. Es wird in die Plexusbildung einbezogen, wodurch die Plexusregion an das Kleinhirn heranrückt. Bei diesem Prozeß sind Zugkräfte wirksam, was aus dem veränderten morphologischen Bild und auch aus der Ausrichtung der Mesenchymfasern über dem Ventrikeldach geschlossen wird. Diese Zugwirkung führt zur starken Dehnung des Bereiches, der uns beim normalen 13tägigen Embryo als Area membranacea inferior entgegentritt. Die kubischen Zellen des Plexus gehen allmählich in langgestreckte, flache Zellen über, die weit auseinander liegen und nur noch durch Plasmafortsätze miteinander verbunden sind. Es bildet sich jetzt das gleiche Bild, wie früher im Foramen anterius, nur waren dort die Zellen noch abgeflachter und glichen fast vollständig denen des Mesenchyms. Die Region der Area membranacea inferior ist nach außen vorgewölbt und im Schnitt stets mit Niederschlägen unterlagert, die in früheren Stadien unter dem Foramen anterius lagen (s. Abb. 5a). Das läßt den Schluß zu, daß die Area membranacea inferior jetzt die Funktion des Foramen anterius übernommen hat, nachdem dieses verschlossen wurde. (Abb. 6a, b)

An das Foramen Magendie (Area membranacea inferior) schließt sich beim normalen Embryo eine nur wenige Zelllagen dicke caudale Deckplatte des hinteren Abschnittes des 4. Ventrikels an, in die die flache Zelllamelle allmählich übergeht.

Beim Dreherembryo zeigt das Kleinhirn auch hier noch keine erkennbaren Abweichungen von dem Normaltyp. Das Foramen

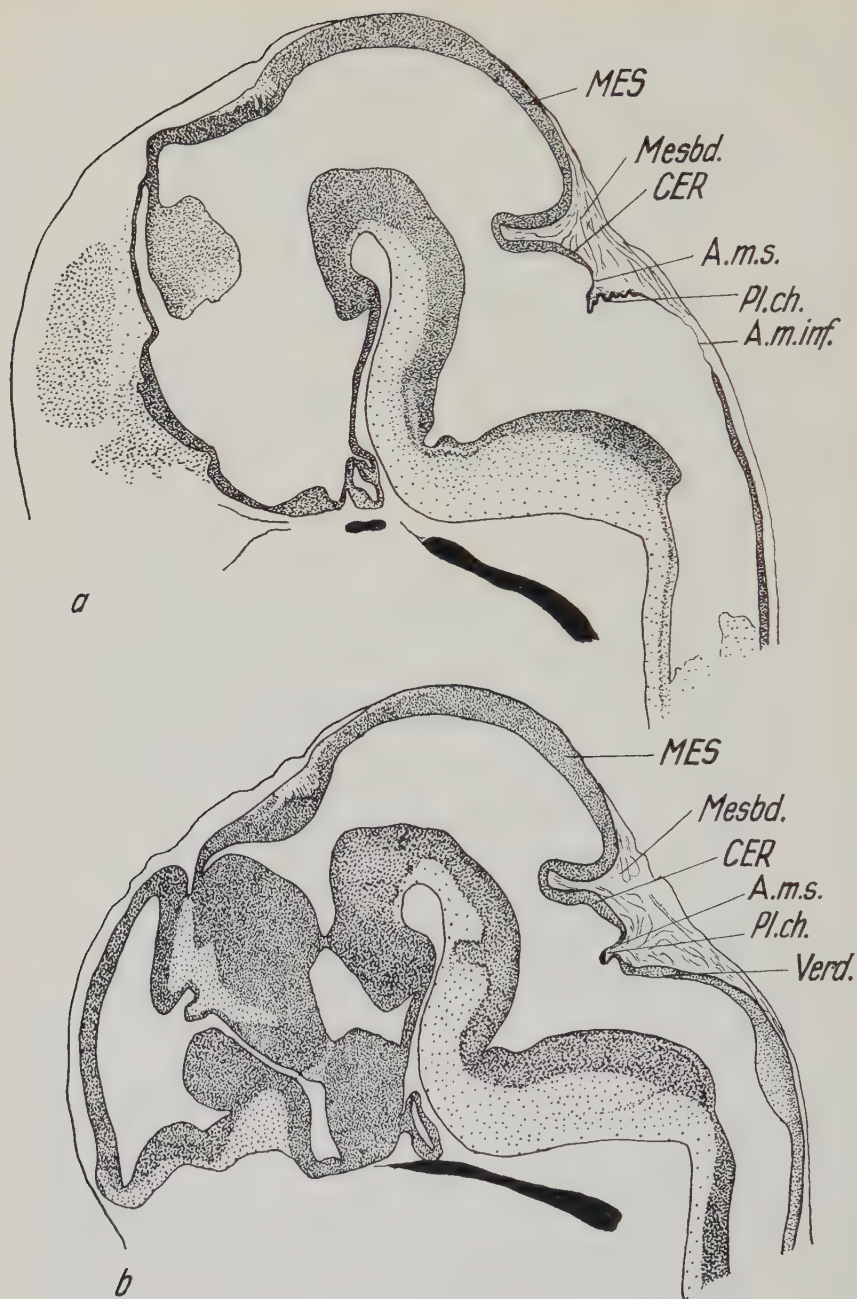


Abb. 6. Embryonen 13 Tage; Sagittalschnitte  
 a: normal; b: Dreher. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)



anterior ist auch hier verschlossen, wenn auch seine frühere Lage deutlicher markiert ist, als beim normalen Embryo. Hingegen ist der Plexus, der sich in das Ventrikellumen eingesenkt hat, nur ganz schwach entwickelt und gefaltet, wie es ja nicht anders zu erwarten war, nachdem beim 12tägigen Embryo das zu seiner Entwicklung zur Verfügung stehende Epithel in seiner caudo-rostralen Ausdehnung wesentlich kürzer war. Direkt an den Plexus anschließend findet sich die dicke caudale Decke des 4. Ventrikels mit in die Ventrikellichtung hineingezogen. Sie ist in ihrem rostralen Ende leicht gefaltet, da normal an dieser Stelle noch Plexuszotten ausgebildet werden müßten. Sehr deutlich wird auf diesem Stadium die starke Verlängerung des verdickten hinteren Ventrikeldaches cranialwärts. Es liegt parallel zur Medulla oblongata. An der Stelle, wo beim normalen Embryo die Area membranacea inferior zu finden ist, liegt eine dicke Gewebeplatte, die keinesfalls für Liquor durchlässig sein kann.

Es kommt also schon am 13. Tage der Pathogenese zu erheblichen Abweichungen in der Entwicklung des Daches des 4. Ventrikels und vor allem auch der Plexus chorioides. Eine Area membranacea inferior fehlt vollständig. Das wird zur Folge haben, daß einmal ein Abtransport von Cerebrospinalflüssigkeit aus dem Gehirn nach dem Verschluß des Foramen anterior unmöglich wird und daß andererseits der Plexus in seiner Funktion gestört ist. Wir können annehmen, daß von diesem Stadium an bei normaler Weiterproduktion des Liquors der Druck im Innern des Gehirns allmählich steigen wird, wenn nicht andere Abflußwege vorhanden sind bzw. geschaffen werden.

#### 4. 14. Tag (Abb. 7)

Die Streckung des Gehirns und seine Gliederung ist weiter fortgeschritten, seine Wände sind stärker geworden. Das Cerebellum hat erhebliche Fortschritte in seiner Größenentwicklung gemacht und läßt jetzt schon sehr deutlich die weiter oben genannten 3 Schichten erkennen. Es geht von cranial nach caudal in eine dünner werdende Platte über, die direkt in das Plexusepithel ausläuft. Der Plexus ist größer geworden und stärker gefaltet. Die Verlagerungstendenz zum Kleinhirn und Mesencephalon hin hat sich weiter fortgesetzt. Er liegt jetzt in dorsoventraler Richtung leicht geneigt fast parallel zur dünnen Platte des Cerebellarwulstes. An diese wird er mit meningealem Bindegewebe angeheftet. Die Fläche

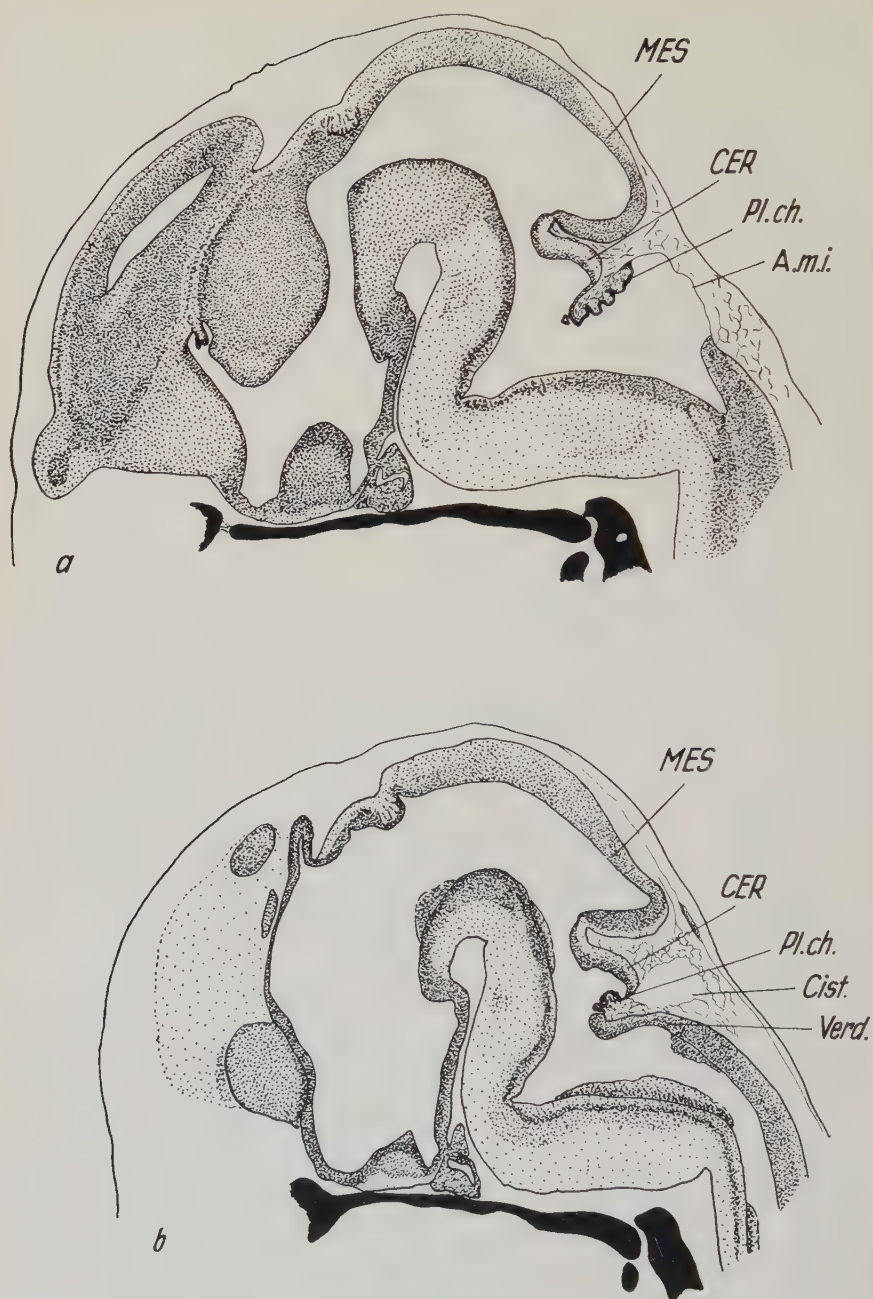


Abb. 7. Embryonen 14 Tage; Sagittalschnitte  
 a: normal; b: Dreher, (Erkl. d. Abk. s. S. 551)

die von der Area membranacea inferior eingenommen wird, ist ausgedehnter geworden. Dadurch steht dem Liquorabfluß eine große Apertur zur Verfügung. Die stark abgeflachten Zellen dieser Area grenzen scharf abgesetzt an den caudalen Rand der Rautengrube. (Abb. 7a, b)

Beim 14 Tage alten Dreherembryo (Abb. 7b) zeigt das Cerebellum noch keine deutlichen Abweichungen vom normalen Bild. Der Plexus ist stark defekt in bezug auf Lage, Masse und Fältelung. Der gefaltete Bereich ist weit kürzer als beim normalen. Das caudale Ventrikeldach ist weit in den Ventrikel hineingeschoben und sehr stark verdickt. An seinem cranialen Ende sitzt der Plexus fest angeheftet.

Die veränderten Gestaltungsbewegungen lassen sich aus dem Verlauf der Fasern des meningealen Bindegewebes ablesen. Beim pathologischen Embryo entsteht über dem Plexus nach außen hin eine dreieckförmige Lücke, weil das Gewebe nach innen nachgezogen wird und nicht nach dorsal außen.

Beim 14tägigen Stadium liegt also ein vollkommen fester, undurchlässiger Verschuß des 4. Ventrikels vor, der den Abfluß des Liquor cerebrospinalis aus dem Ventrikelsystem verhindert, was notwendigerweise zur Steigerung des Druckes im Gehirn führen muß. Dieser Befund wurde an zwölf 14tägigen Embryonen mit ganz identischer Ausbildung der Defekte gemacht, die nur in der Stärke des verdickten Ventrikeldaches und in der Größe des Plexus variieren, was wiederum auf die unterschiedliche Ausbildung der Defekte in den früheren Embryonalstadien zurückgeht.

Diese unterschiedlich starke Ausbildung der Anomalien bei den 14tägigen Embryonen ist wohl eine der Ursachen für die variierende Stärke des Hydrocephalus und der Cerebellaranomalien, wie sie sich vom 14. Tage an entwickeln werden. Je nach dem Ausmaß der Verdickung und Verlängerung des caudalen Ventrikeldaches wird die Lamina tectoria und damit die Plexusregion verkürzt. Die Folge wäre, daß der Plexus bei den einzelnen 14tägigen Embryonen unterschiedlich stark entwickelt ist. Sollte er der Produzent der Cerebrospinalflüssigkeit sein, was laut Literatur noch nicht völlig gesichert ist, dann dürfte die Menge des produzierten Liquors der quantitativen Entwicklung des Plexus proportional sein und zur verschieden starken Auftreibung des Ventrikelsystems führen. Daraus resultieren die Bilder, wie sie sich bei den 15tägigen und älteren Embryonen finden.

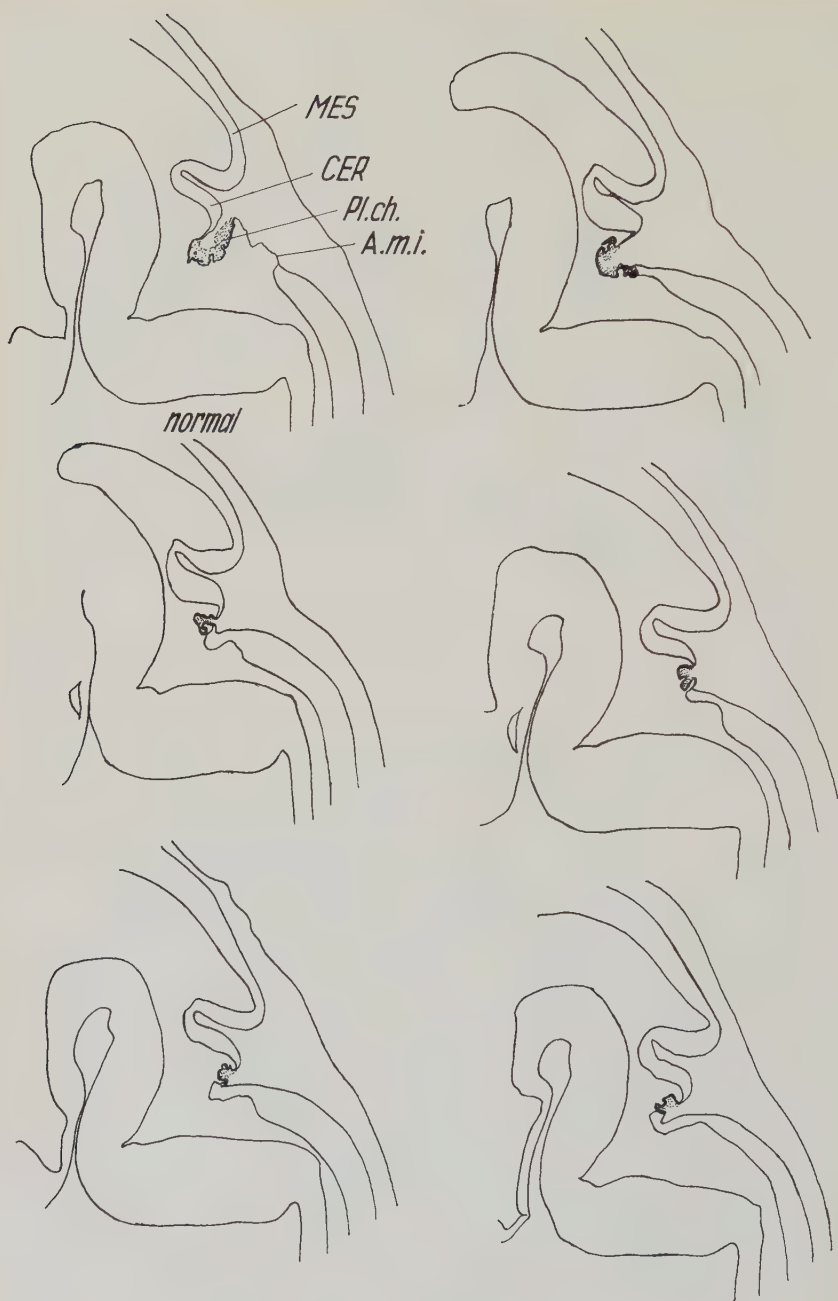


Abb. 8. Embryonen 14 Tage; Sagittalschnitte  
Variabilität der Ausbildung des Plexus chorioides



Die unterschiedlich starke Entwicklung des Plexus und der Verdickung ist in den zwölf 14tägigen Gehirnen in Abbildung 8 dargestellt, um diese eine Quelle der Variabilität zu demonstrieren. Die unterschiedlich starke Ausbildung der Defekte in Abhängigkeit von der Plexusgröße ist in ihrer Weiterentwicklung bei 15tägigen Embryonen aus den Mikrophotos in Abbildung 10a–d ebenfalls deutlich zu erkennen.

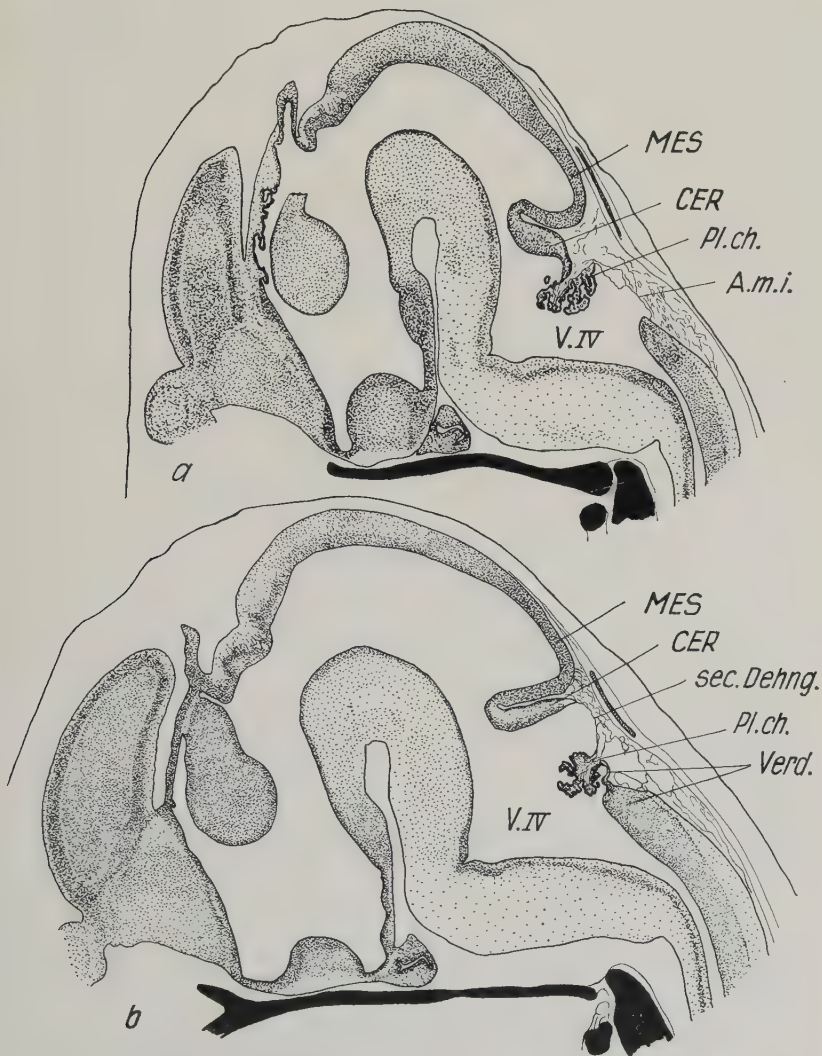


Abb. 9. Embryonen 15 Tage; Sagittalschnitte  
a: normal; b: Dreher. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)

## 5. 15. Tag (Abb. 9a, b)

Das Kleinhirn des 15tägigen normalen Embryos ist gegenüber dem 14tägigen Stadium erheblich weiterentwickelt. Im Längsschnitt hat der Cerebellarwulst an Ausdehnung zugenommen und zeigt jetzt eine konvexe Grenzfläche zum Ventrikel hin, während sie auf dem vorigen Stadium noch konkav war. Eine deutliche Schichtung der Zellen ist erkennbar. An der ventralen, dem Ventrikel zugekehrten Fläche liegen die Zellen dicht beisammen, zeigen stark chromatinhaltige Kerne und befinden sich häufig in Teilung (Matrixschicht). Darüber sind die Zellen größer und bilden die spätere Marksubstanz und die Intracerebellarkerne. Nach dorsal folgt eine fibrilläre Schicht, die sich durch den gesamten Längsschnitt der medianen Cerebellarplatte zieht und die künftige Molekularschicht darstellt. Sie wird caudal etwas stärker. Cranialwärts tritt sie an die Oberfläche des Kleinhirns, während sie caudal von der embryonalen Körnerschicht überlagert wird, in der die Zellen mit chromatinreichen Kernen wieder dichter liegen.

Der Plexus hat sich auf diesem Stadium ebenfalls weiter entwickelt und differenziert; er ist jetzt mit dem Kleinhirn fest durch meningeales Bindegewebe verbunden. Die Area membranacea inferior zeigt keine neuen Merkmale. Die Medulla oblongata hat durch rege Zellteilung in ihrem dorsalen Teil über dem Eingang zum Canalis centralis an Stärke zugenommen.

Die Gehirnhäute sind deutlicher ausgebildet: Die Pia mater mit Gefäßkapillaren liegt auf der Oberfläche des Gehirns. Die Arachnoidalspalten sind größer geworden; sie werden begrenzt von den Arachnoidaltrabekeln, die sich zwischen der Pia mater und der Arachnoidea spannen. Letztere wird dann von der Dura mater von außen her überlagert.

Beim Vergleich dieses normalen Bildes mit den pathologischen Verhältnissen beim Dreherembryo von 15 Tagen lassen sich die Unterschiede deutlich ablesen: Das gesamte Gehirn ist aufgetrieben; die Wände (Mesencephalon besonders) sind verdünnt. Die Kleinhirnplatte ist wesentlich dünner. Beim normalen ist sie schräg geneigt, mit dem caudalen Ende nach ventral zeigend. Beim pathologischen Tier ist sie an die Unterseite des Mesencephalons ange-drückt und liegt ebenfalls schräg, jedoch mit der caudalen Spitze nach dorsal zeigend: zweifellos ein Ergebnis der Druckwirkung, die der Liquor ausübt. Im rostralen und mittleren Abschnitt des Längs-

schnittes lassen sich die Schichten wohl erkennen, sind aber in ihrer Mächtigkeit reduziert. Die Anlage der Intracerebellarkerne ist kleiner als beim normalen. Die embryonale Körnerschicht ist sehr schwach entwickelt, während die unter ihr liegende künftige Molekularschicht in den caudalen Abschnitten fast vollständig fehlt. Die caudale Region der Kleinhirnplatte ist vollkommen abnorm gestaltet. Es liegen hier nur dorsal einige Zellen der embryonalen Körnerschicht. Die ventrale Begrenzung zum Ventrikel hin wird von stark abgeflachten Zellen gebildet, die wohl gestreckte und nicht mehr teilungsfähige Matrixzellen darstellen. Die Matrixschicht ist ohnedies an der gesamten Grenzfläche des Ventrikel schwächer entwickelt, wodurch weniger Zellmaterial zum Aufbau des Cerebellarwulstes geliefert werden kann. Zwischen den beiden Begrenzungsflächen des caudalen Abschnittes finden sich nur einige Zellen, der übrige Raum ist von Niederschlägen angefüllt. Der Bezirk macht den Eindruck sehr stark aufgelockerten Gewebes (Abb. 10a-d).

An die sehr erheblich reduzierte Kleinhirnanlage schließt sich eine Neubildung an, die sich beim normalen Embryo niemals findet und auf den ersten Blick mit der Area membranacea inferior zu verwechseln wäre. Ihre Lage und Organisation ist aber völlig von der dieser Area verschieden (Abb. 10d, 11b). Die Kleinhirnplatte geht in sehr stark abgeflachte Zellen über, die durch längliche Kerne und langgestreckte Plasmakörper ausgezeichnet sind. Auf dieser Lamelle liegt dicht die Pia mater mit ihren Gefäßkapillaren auf. Dieser epithelartige Bezirk erstreckt sich vom Kleinhirn im Bogen zum Plexus, der direkt dem verdickten caudalen Ventrikeldach anliegt. Damit ist die Lage dieser neu entstandenen scheinbaren Apertur eine wesentlich andere, als die des Foramen Magendie, das ja zwischen Plexus und dem caudalen Ventrikeldach ausgebildet wurde und beim normalen 15tägigen Embryo auch dort zu finden ist.

Die Entstehung dieser starken Verdünnung zwischen Plexus und Kleinhirn an der Stelle des früheren Foramen anterius läßt sich am besten durch eine Zugwirkung erklären, die dadurch zustande kommt, daß das Kleinhirn durch den Liquordruck nach dorsal gedrängt wird und der Plexus diesem Zug nicht folgen kann, da er am caudalen Rand der Rautengrube angeheftet ist. So wird das caudale Ende des Kleinhirns gedehnt und zu einer einschichtigen Lamelle gestreckt. Wahrscheinlich spielt aber auch die Auflockerung bzw. fehlende Wachstumsfähigkeit dieser Kleinhirnregion eine Rolle, wodurch kein Zellmaterial geliefert werden kann, um dieser

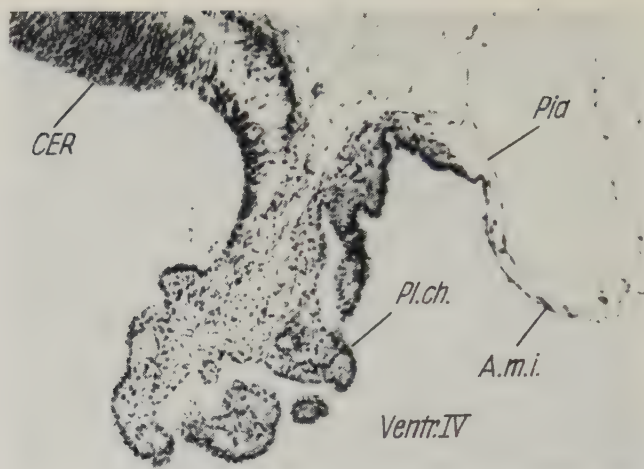


Abb. 10a. Normaler Plexus beim 15tägigen Embryo

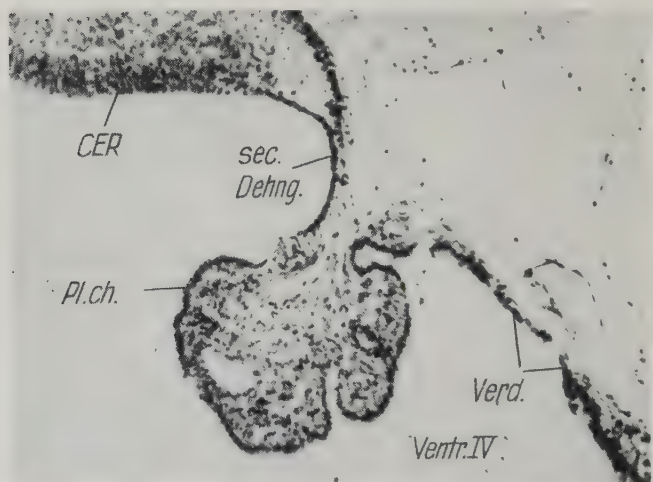


Abb. 10b. Plexus bei 15tägigem Embryo mit schwacher Ausbildung der Anomalie. 160mal  
(Erkl. d. Abk. s. S. 551)

Dehnung mit neuem Zellmaterial zu steuern. Vielleicht kommt noch direkte Druckwirkung auf diese gedehnte Stelle hinzu. Die Zellen zeigen bei stärkerer Vergrößerung einen wesentlich anderen Charakter, als die der Area membranacea inferior (Abb. 11). Letztere liegen weiter auseinander, sind durch sehr zarte Plasmafortsätze miteinander verbunden und haben rundliche Kerne. Die sekundär



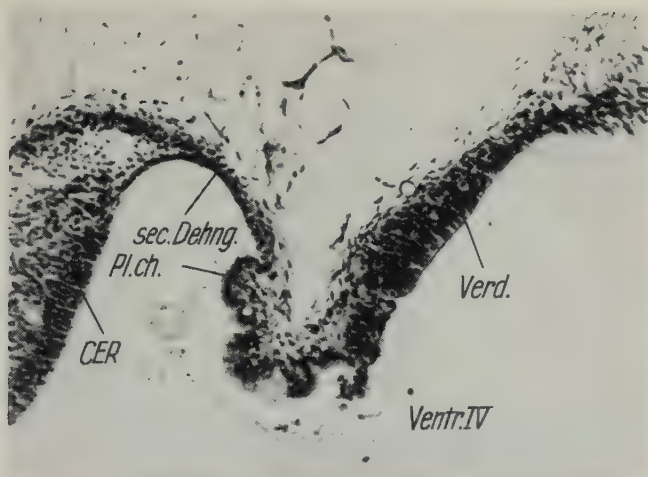


Abb. 10c. Stark defekte Ausbildung des Plexus bei 15tägigem Dreherembryo. 160mal  
(Erkl. d. Abk. s. S. 551)

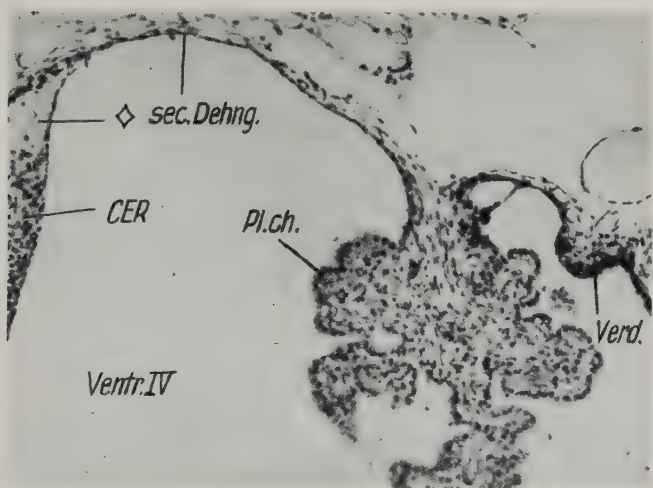


Abb. 10d. Plexus und sekundäre Dehnung bei stark hydrocephalem 15tägigem Embryo. 160mal  
(Erkl. d. Abk. s. S. 551)

gestreckten und abgeflachten Zellen in der Neubildung der Hydrocephali gehören ja normalerweise zum Nervengewebe und liegen viel dichter, haben kompakte Plasmakörper und längliche Kerne mit starker Färbbarkeit. Außerdem wird diese sekundär gedehnte

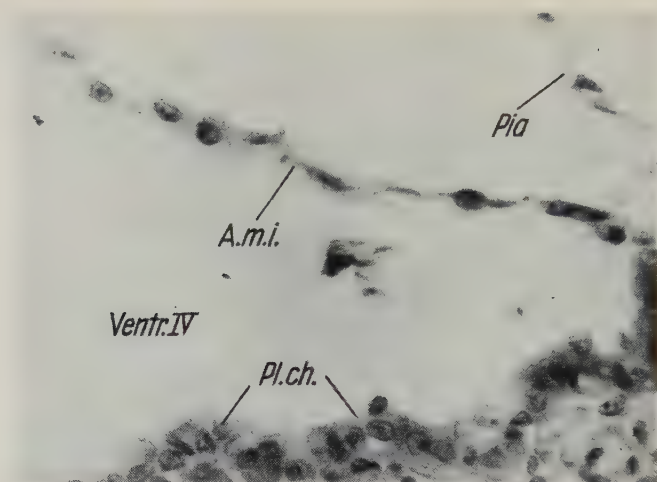


Abb. 11a. Area membranacea inferior beim normalen 15tägigen Embryo. 320mal  
(Erkl. s. Abb. s. S. 551)

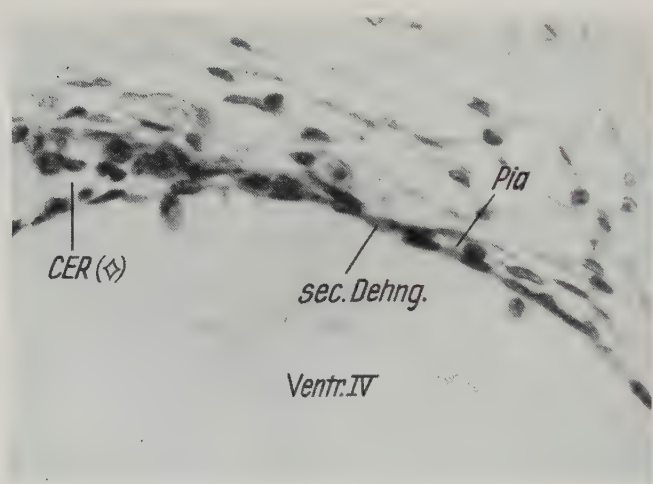


Abb. 11b. Secundäre Dehnung im hydroceph. 15tägigen Embryo. 320mal  
(Erkl. d. Abb. s. S. 551)

Membran direkt von der üblichen Pia mater überlagert, während die Area membranacea inferior von einer ihrer Funktion angepaßten, membranösen Pia mit langgestreckten Zellen bedeckt wird. (Abb. 11a, b).

Aus diesem histologischen Bild wird geschlossen, daß die secundär

entstandene „Membran“ undurchlässig für Cerebrospinalflüssigkeit ist.

Die Mikrophotos der Abbildung 10a—d stellen eine Reihe der verschieden starken Ausbildung des Hydrocephalus und der Kleinhirnmißbildungen dar, wie sie sich aus dem bearbeiteten 15tägigen Material ergab. Man beachte dabei auch die variierende Stärke der quantitativen Ausbildung des Plexus in Korrelation mit dem Ausmaß der Verdickung des caudalen Ventrikeldaches.

In Abbildung 10a ist der normale Plexus nebst caudalem Abschnitt des Kleinhirns und der Übergang in die Area membranacea inferior abgebildet. Der Plexus sitzt dicht dem Kleinhirn an und ist nicht durch Zugwirkung von ihm getrennt worden. In Abbildung 10b ist eine Zwischenstufe zwischen dem normalen und dem stark defekten Gehirn abgebildet. Die Verdickung der caudalen Ventrikeldache ist bei weitem nicht so stark, wie in Abbildung 10c; sie läuft in eine dünnere, aber geschlossene (die Lücken sind Artefacte!) Decke aus. In den mehr caudal gelegenen Bezirken dieser Verdickung müßte normalerweise die Area membranacea inferior liegen. Der Plexus ist kompakter und weniger gefaltet als der normale. Er inseriert außerdem viel lockerer als bei a am Kleinhirn, das hier durch einen langen Zellstrang mit ihm verbunden ist.

Abbildung 10c zeigt einen Fall, bei dem die Verdickung und Verlängerung des caudalen Ventrikeldaches rostral stattgefunden hat und der Plexus fast vollständig nur aus verdicktem, atypischem Gewebe gebildet worden ist. Interessant ist an der Ausbildung der Defekte in diesem Fall die lange, dünne Platte, die vom Kleinhirn zum Plexus zieht und im normalen Gehirn völlig fehlt. Sie kann durch Längszugwirkung und Druckwirkung vom Ventrikel her leicht gedehnt und ihre Zellen abgeflacht werden, wie es die Abbildung 10d zeigt.

## 6. 16. Tag (Abb. 12)

Die Schnitte der Abbildung 12 liegen nicht genau parallel zur Medianen, treffen aber den caudalen Bezirk in der medianen Ebene, so daß sie mit den vorherigen Stadien vergleichbar sind.

Das Cerebellum hat weitere Fortschritte in seiner Entwicklung und Formgestaltung gemacht, sowohl in der Gesamtgestaltung als auch im histologischen Bild. Der mittlere Abschnitt im Längsschnittbild ist dicker geworden, nur der rostrale Teil bleibt dünn und wird auch weiterhin gestreckt werden, denn aus ihm geht das

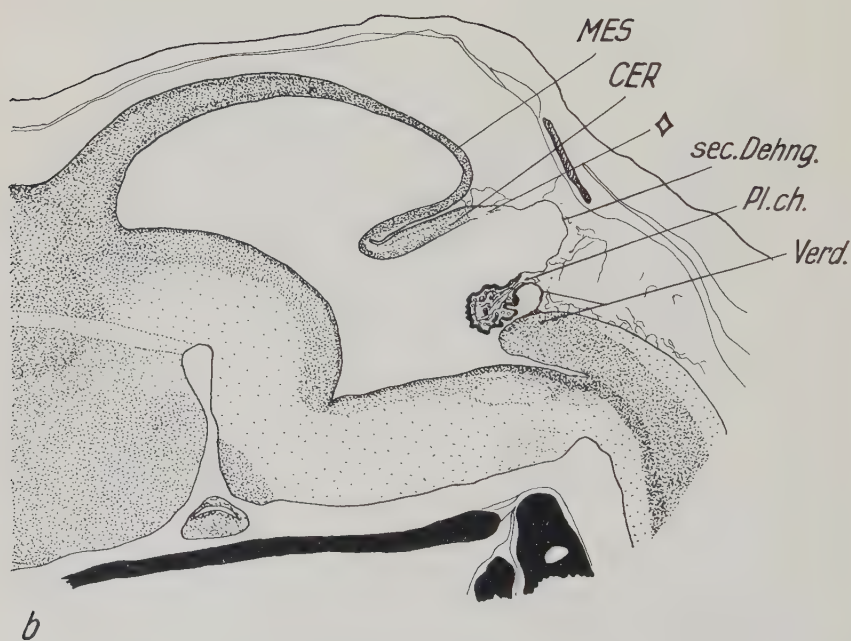
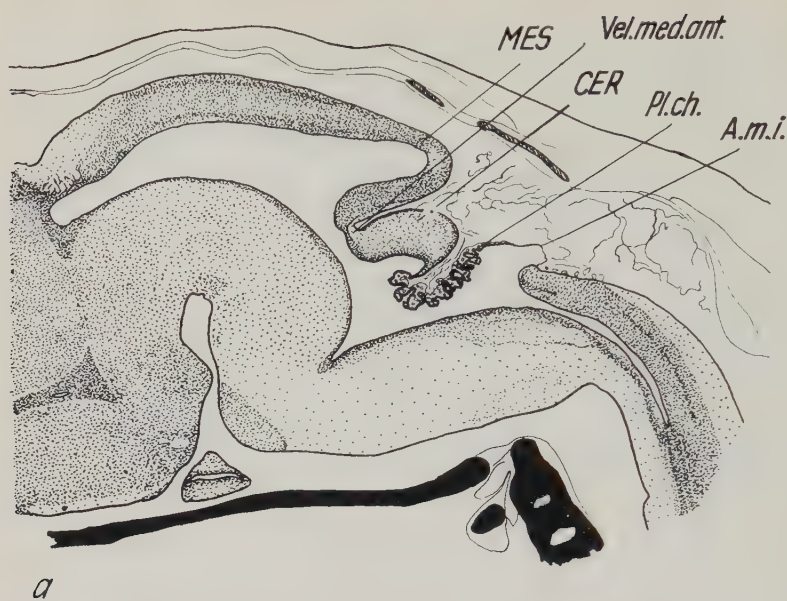


Abb. 12. Embryonen 16 Tage; Sagittalschnitte  
 a: normal; b: Dreher. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)



Velum medullare anterius hervor, daß die Verbindung mit dem Mesencephalon herstellt. Außer der Anlage dieses Marksegels ist die gesamte Kleinhirnoberfläche auf dem 16tägigen Stadium von der embryonalen Körnerschicht überzogen. Die Schichtenfolge ist jetzt recht deutlich ausgebildet und deshalb auch in den Zeichnungen eingetragen (Abb. 12a, b).

Der caudale Abschnitt des Cerebellums läuft in einen kurzen Gewebezapfen aus, der sich in der Folge zum Velum medullare posterius umbilden wird. Daran schließt sich unmittelbar der Plexus chorioides an, dessen Zottenzahl sich erheblich erhöht hat. Er läuft in die membranöse Fläche der Area membranacea inferior aus. Durch das wachsende Mesencephalon werden das Kleinhirn und der Plexus allmählich nach ventral abgedrängt und der Höhendurchmesser des 4. Ventrikels verkleinert. Der Plexus nähert sich mehr und mehr der Medulla oblongata, bis er seine endgültige Lagebeziehung zu dieser erreicht.

Das pathologische Gehirn, das in Abbildung 12b dargestellt ist, läßt sich sehr gut in der Art seiner defekten Entwicklung an den 15tägigen pathologischen Fall in Abbildung 9b anschließen. Andere 16tägige Drehergehirne sind weniger stark aufgetrieben und defekt, zeigen aber stets in der caudalen Region der Kleinhirnplatte eine Hemmung der Entwicklung.

Das gezeichnete Gehirn ist erheblich aufgetrieben, also ein typischer Hydrocephalus. Die Wand des Mesencephalons ist in der medio-caudalen Region stark gedehnt und verdünnt; die Anschwellung über dem Velum medullare anterius ist sehr schwach entwickelt bzw. fehlt völlig.

Die Kleinhirnplatte ist nur eine dünne, flache Scheibe geblieben, die nach caudal-dorsal aufgerichtet ist — wohl infolge des von unten wirkenden Druckes der Cerebrospinalflüssigkeit. Der caudale Gewebezypfel mit dem anschließenden Velum medullare posterius ist sehr erheblich aufgelockert. Nur seine Begrenzungslinien aus flachen Zellen sind noch angedeutet. Das hintere Marksegel ist auch hier stark gestreckt und flach epithelial ausgebildet, mit den gleichen Charakteristika, wie sie in Abbildung 11b gezeigt sind.

Histologisch lassen sich am Kleinhirn die charakteristischen Schichten erkennen, wenn sie auch in ihrer quantitativen Ausbildung gegenüber dem normalen Bild sehr reduziert erscheinen. Die Intracerebellarkerne sind nur angedeutet, was durch die Gesamtreduktion des Kleinhirns bedingt ist. Das caudale Ende ist zellfrei.

Die Grenzfläche der so entstandenen Cyste (Abb. 10d) zum Ventrikel ist mit Matrix bekleidet, die aber sehr viel weniger dick ist als beim normalen Embryo. Am caudalen Zipfel fehlt sie völlig.

Der Plexus ist durch einen festen, mehrschichtigen Zellstrang am verlängerten und verdickten Rautenhirnrand angesetzt. Eine Area membranacea inferior fehlt. Der Plexus ist in seiner Größe nur wenig reduziert. Er zeigt aber nicht die starke Gliederung in Zotten, sondern ist kompakter gestaltet.

Zu der Abbildung 12b sei noch bemerkt, daß der Hohlraum zwischen Gehirn und Kopfkapsel ein Artefact ist und nicht etwa als Hydrocephalus externus anzusprechen wäre. Die Fixierungsflüssigkeit ist gegenüber dem Ventrikelinhalt hypertonisch und läßt dadurch das Gehirn zusammenfallen und schrumpfen. Im Leben liegt das Gehirn der Schädelinnenfläche direkt an und dehnt sie in schweren Fällen von Hydrocephalus aus, wodurch dann bei Neugeborenen der Hydrocephalus erkennbar wird.

Andere 16tägige Embryonen sind weniger defekt. Sie setzen die Reihe der schwächeren Mißbildungen fort, da ihr Plexus wesentlich stärker reduziert ist und der Druck im Ventrikelsystem infolge geringerer Produktion von Liquor nicht so stark ansteigt.

#### 7. 17. Tag (Abb. 13)

Die Entwicklung des Kleinhirns hat erhebliche Fortschritte gemacht, besonders in quantitativer Hinsicht. Eine morphologische Gliederung in einzelne Abschnitte durch Ausbildung von trennenden Fissuren läßt sich jedoch nicht erkennen, jedenfalls nicht auf dem Medianschnitt. In den seitlichen Anteilen des Cerebellums senken sich die ersten Furchen in den Cerebellarcortex ein.

Die Area membranacea inferior ist deutlich ausgebildet, wenn auch ihre Fläche nicht mehr ganz die Ausdehnung wie in früheren Embryonalstadien aufweist. Diese Region verliert in der Größe bei normalen Gehirnen an und für sich etwas, wird aber im Laufe der Entwicklung von den Rändern her verkleinert, so daß sie in neugeborenen Gehirnen nur noch einen relativ kleinen Bezirk darstellt, was eventuell Schlüsse auf ihre Funktion in den einzelnen Stadien der Entwicklung zuläßt.

Als Beispiel für die Ausbildung der Anomalien beim 17tägigen Dreherembryo wurde ein Gehirn gewählt, das nicht direkt die Reihe der Hydrocephali in starker Ausbildung fortsetzt, dennoch aber Anomalien in der Kleinhirn- und Plexusentwicklung zeigt. Es würde

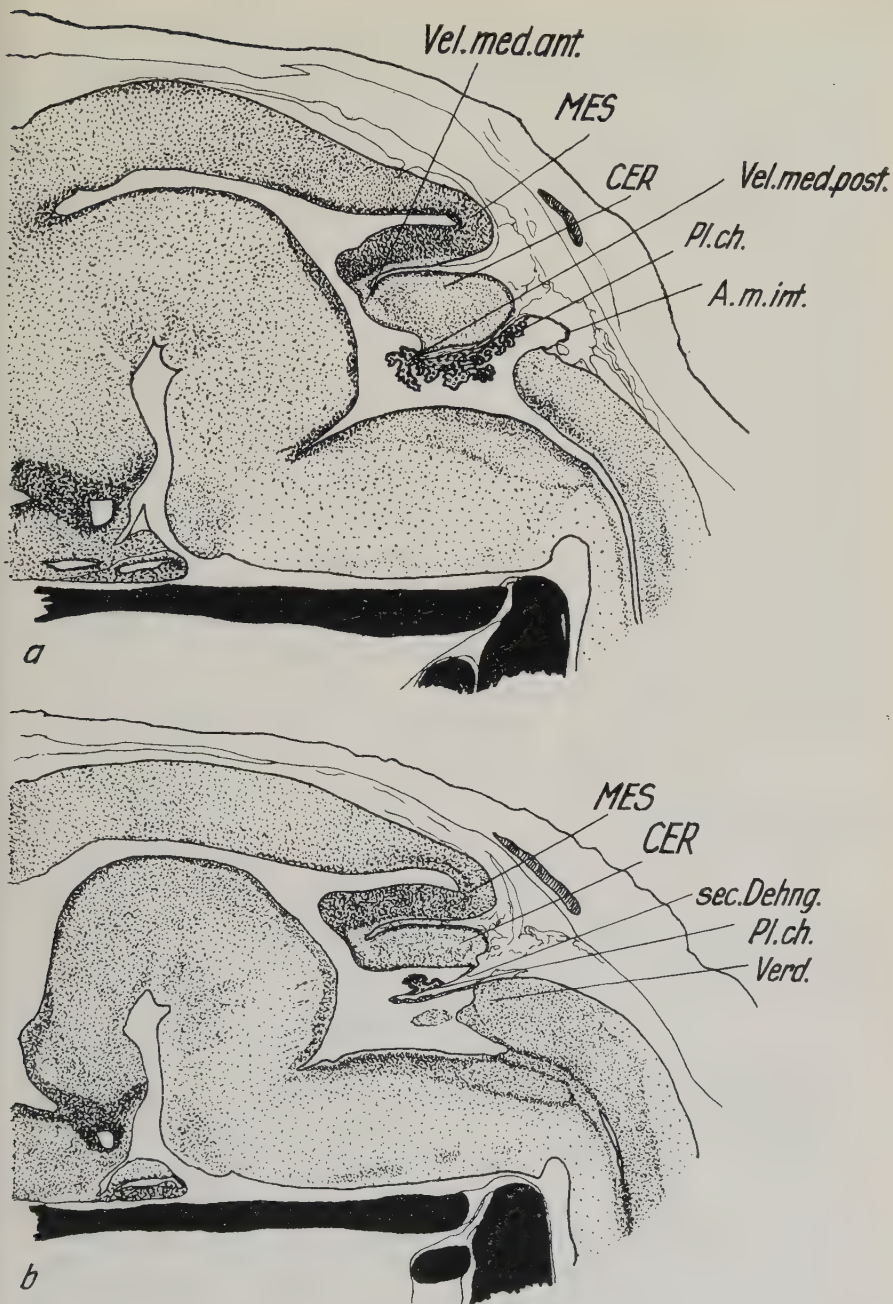


Abb. 13. Embryonen 17 Tage; Sagittalschnitte  
a: normal; b: Dreher. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)

beim erwachsenen Dreher ein Kleinhirn mit weniger starken Anomalien darstellen und in die ersten Reihen der Mißbildungsserie einzuordnen sein. Daß es sich um ein belastetes Tier handelt, konnte deutlich an der defekten Ausbildung des Innenohres festgestellt werden. Dieses Kriterium wurde überhaupt immer zur Identifizierung der belasteten Tiere herangezogen.

Beim Vergleich des normalen und des pathologischen Cerebellums fällt sofort auf, daß der dorsale Teil nur geringe Abweichungen zeigt. Ventral dagegen ist es deutlich abgeändert. Es fehlt die massive Entwicklung in diesem Bereich, wodurch die Kleinhirnpalte in der medianen Region dünner bleibt als beim normalen Tier. Die Schichtenfolge ist normal, wenn auch schwächer entwickelt. Die Intracerebellarkerne sind in ihrer Ausdehnung reduziert. Der Ansatz des Velum medullare posterius ist abnorm gestaltet. Er liegt weit caudal verschoben und läuft in eine lange, dünne Membran aus, während er normal nur einen Zapfen darstellt, an dem der Plexus ansetzt. Letzterer bleibt weit hinter der normalen quantitativen Entwicklung zurück. Sein Epithel ist verdickt und dicht mit Bindegewebsstroma unterlagert. Die Plexuszotten — soweit überhaupt vorhanden — sind nicht nach unten zum Ventrikelboden hin gerichtet, sondern ragen nach oben gegen die Ventralfläche des Kleinhirns. Diese Lage läßt sich aus dem Bild bei 14tägigen Embryonen (Abb. 7b, 8) ableiten, wo die Einfaltung des Plexus ebenfalls schon in dieser Richtung erfolgte.

Die starke Verlängerung und Verdickung des caudalen Ventrikeldaches vom Rande der Rautengrube her ist auch hier beim 17 Tage alten Embryo gut erkennbar. Es schiebt sich bis unter den abortiven Plexus. An seinem Rande setzt eine mehrzellige Platte an, die nach leichter Verdünnung in den Plexus übergeht. Diese Platte ist nach ihrer Lage in der Reihenfolge Kleinhirn-Plexus-Rand der Rautengrube der Area membranacea inferior entsprechend. Funktionsmäßig kann sie dessen Aufgabe nicht erfüllen, da sie eine dichte Zellplatte darstellt. Somit wäre auch dieses nicht direkt als Hydrocephalus anzusprechende Gehirn im medianen Dach des 4. Ventrikels geschädigt und für den Abfluß des Liquors verschlossen. Letzterer muß in den seitlichen Aperturen des 4. Ventrikels eine Abflußmöglichkeit haben, die bei diesem Gehirn nahezu normal gestaltet sind und auf diesem Stadium wohl auch schon durchlässig für Liquor sein müssen. Die Liquorproduktion ist infolge der abortiven Plexusbildung geringer, so daß es nicht zu erheblichem Überdruck



kommt. Trotzdem muß in den früheren Embryonalstadien ein Hydrocephalus vorgelegen haben, der zu den Anomalien geführt hat.

Andere 17tägige Embryonen zeigen eine direkte Fortsetzung der stark hydrocephalen Reihe. Bei ihren Gehirnen sind die Plexus weniger abortiv entwickelt, was zu erheblichem Überdruck geführt hat.

#### 8. 18. Tag

Der 18. Tag der Embryonalentwicklung bringt sowohl beim normalen als auch beim pathologischen Gehirn keine wesentlich neuen Gesichtspunkte und Tatsachen, so daß er nicht näher besprochen werden soll. Die Hauptzüge der Gestaltung finden sich auch noch beim neugeborenen Tier und werden dort behandelt.

Es wäre lediglich zu erwähnen, daß im Längsschnitt die ersten Anzeichen der Lobulation des Kleinhirns erkennbar werden, die sich ja beim 17tägigen Stadium in der Medianen noch nicht feststellen ließen. Am 18. Tag erscheinen die *Fissura prima*, die *Fissura praeculminata* und nur sehr schwach angedeutet die *Fissura secunda*. Beim Drehergehirn sind infolge der Anomalien die Furchen nur als flache Eindellungen angedeutet, die *Fissura secunda* fehlt völlig, da ja die caudalen Abschnitte des Kleinhirns sehr stark defekt sind.

Bei einigen 18tägigen Embryonen zeigt sich ein sekundärer Liquorabfluß im caudalen Bereich des Kleinhirns. Diese Bildung wird ebenfalls bei Neugeborenen näher besprochen.

Diese sehr kurz gefaßte und gedrängte Darstellung der Embryonalentwicklung des normalen und des Drehergehirns sollte nur die wichtigsten Gesichtspunkte und Tatsachen herausstellen, die für unsere Betrachtungen von Bedeutung sind. Deshalb wurde auf eine ausführliche Beschreibung der Kleinhirnentwicklung auch in den seitlichen Anteilen verzichtet. Die stärksten und wichtigsten Anomalien liegen in den medianen Abschnitten, weshalb auch nur diese beschrieben wurden. Eine ausführliche Besprechung der Embryogenese des Kleinhirns der Maus geben Bonnevieve und Brodal in ihrer Arbeit (1946).

Da aber für den Abfluß des Liquors aus dem Ventrikelsystem nicht nur das mediane Dach des 4. Ventrikels, sondern auch die seitlichen Aperturen (*Foramina Luschkae*) in den *Recessus laterales* verantwortlich sind, soll noch kurz über ihre Ausbildung und Umgestaltung bei den Drehern berichtet werden:

Wie aus den Totalphotos der 11 $\frac{1}{2}$ -tägigen Embryonen (Abb. 2) ersichtlich ist, ist auch über den seitlichen Partien des 4. Ventrikels das Dach transparent, also epithelial gestaltet. Im Längsschnitt durch diese seitliche Region spannt sich das Epithel zwischen dem Kleinhirn und dem Hirnstamm aus. Es ist genau wie in den medianen Bezirken von Gefäßkapillaren überlagert. Mit der Einstülpung des Plexus in den mittleren Partien wird auch in diesen seitlichen Abschnitten die Lamina tectoria durch die Tela chorioidea zum Plexus eingefaltet und in das Ventrikellumen hineingedrückt.

Beim Vergleich normaler und pathologischer Längsschnittserien durch diese seitlichen Regionen (Abb. 14 und 15) hat sich gezeigt, daß beim Drehergehirn der Abstand zwischen Kleinhirn und Hirnstammrändern nur unbedeutend verkürzt ist, was sich ja auch aus den Totalphotos ansehen läßt, wo die Verdickung der hinteren Rautengrubenränder nur in den mittleren Abschnitten erfolgt. Trotzdem ist aber die Lamina tectoria gegenüber der normalen etwas kürzer und ihr Epithel leicht verdickt, ebenso wie die Ränder von Kleinhirn und Hirnstamm. Dadurch kommt es zu einer etwas gehemmten Plexusentwicklung. Die Region, in der sich die Apertura lateralis ausbilden soll, bleibt wenig stärker als beim normalen. Beim Steigen des Innendruckes im Gehirn wird sie je nach Stärke des Hydrocephalus sekundär gedehnt und umgewandelt, so daß sie für Liquor undurchlässig bleibt und keine Apertur entsteht (Abb. 14 u. 15).

Als Apertur, d. h. also als Öffnung ist sie ohnehin erst beim neugeborenen Gehirn anzusprechen, wird aber im Normalfall schon ab

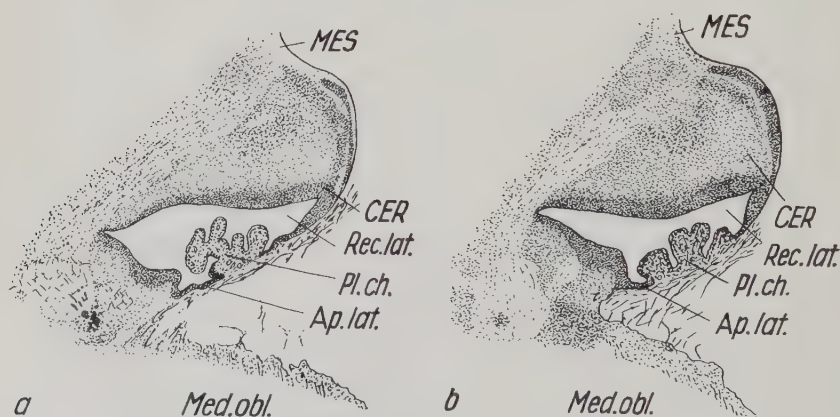


Abb. 14. Region der Apertura lateralis bei 14-tägigen Embryonen. Sagittal  
a: normal; b: Dreher. Etwa 7mal. (Erkl. d. Abb. s. S. 551)

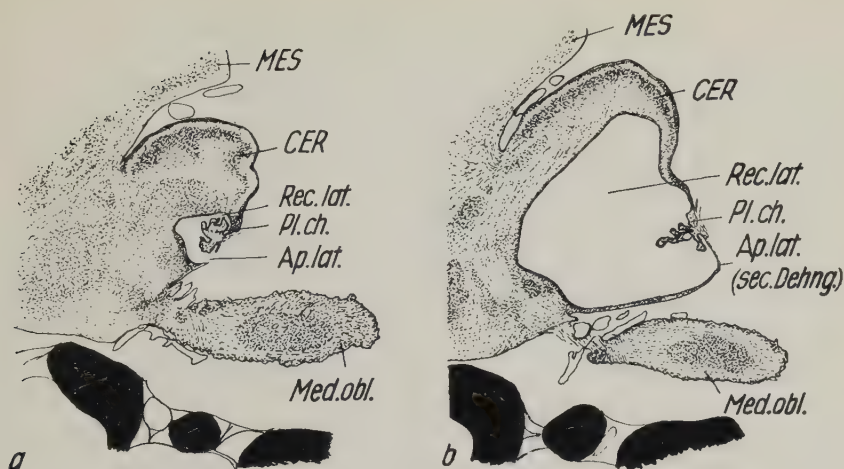


Abb. 15. Apertura lateralis bei 18tägigen Embryonen. Sagittal  
Etwa 3,5mal. (Erkl. d. Abb. s. S. 551)

17. Tag etwa funktionsfähig sein, auch wenn sie noch durch eine sehr feine Membran verschlossen ist, wie es auch bei der medianen Apertur der Fall ist.

Die Ausbildung des Plexus chorioides in den Recessus laterales variiert bei den Drehern ziemlich stark und entspricht meist der quantitativen Entwicklung des medianen Plexusanteils.

## V. Postnatale Entwicklung

### 1. Neugeborene

Wie schon einleitend erwähnt, können 11% Hydrocephali bei Geburt registriert werden. Der Kopf dieser Tiere ist aufgewölbt und in schweren Fällen durchscheinend.

Die einzelnen Gehirnabschnitte des normalen neugeborenen Gehirns sind in ihren Größenverhältnissen zueinander noch wesentlich anders gestaltet, als beim erwachsenen Tier. Das Mesencephalon ist gegenüber dem Kleinhirn viel stärker entwickelt, während beim erwachsenen Gehirn nur noch die relativ kleine Lamina quadrigemina an die Oberfläche des Gehirns tritt (vergleiche auch die Abbildung des normalen erwachsenen Gehirns in Abb. 1a). Das Cerebellum liegt als äußerlich nur wenig gegliederter Wulst hinter dem Mittelhirn. Es hat bogenförmige Gestalt, und die seitlichen Enden dieses Bogens liegen über dem Recessus lateralis des 4. Ven-

trikels. Aus ihnen entwickeln sich der Paraflocculus und der Flocculus.

Der Längsschnitt durch das normale neugeborene Cerebellum in Abbildung 16a gibt Aufschluß über die feinere Gliederung des äußerlich glatten Wulstes.

Die Lobulation hat zur Herausbildung der Grundeinteilung des Cerebellums geführt. Es lassen sich folgende Hauptfurchen von caudal nach cranial unterscheiden: Nur schwach angedeutet ist der Suleus uvulo-nodularis, deutlicher dann die Fissura secunda, die den Lobulus b vom Lobulus c trennt. Als Hauptfurche dann die tief einschneidende Fissura prima, die Grenze zwischen dem Lobulus posterior und dem Lobus anterior. Im Lobus anterior hat sich eine ebenso tiefe Furche ausgebildet, die ihn in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt gliedert. Bonnevie benennt sie als Fissura praeculminata. Sie liegt im ausgebildeten Cerebellum zwischen dem Lobulus 4 (wahrscheinlich dem Culmen der höheren Säuger gleichzusetzen) und dem Lobulus 3 des Lobus anterior. Im ventralen Teil des Lobus anterior ist eine leichte Andeutung der Furche zwischen den Lobuli 2 und 3 erkennbar. Die Lingula ist auf diesem Stadium noch nicht erkennbar. Sie geht aus der Rinden- decke des Velum medullare hervor.

In der Histologie des Cerebellums des Neugeborenen sind die Schichten in ihrer Ausprägung jetzt wesentlich deutlicher als beim 17tägigen Embryo. Außen auf der Oberfläche liegt noch immer die embryonale Körnerschicht. Dann folgt eine fibrilläre, mit wenigen Zellen durchsetzte Molekularschicht, darauf die innere Körnerschicht. An der Grenze zwischen beiden entstehen die ersten Purkinjezellen. Im Markteil des Cerebellums bilden sich mehr und mehr die Intracerebellarkerne heraus, als da sind: Nucleus medialis (fastigii), Nucleus interpositus (emboliformis), Nucleus lateralis (dentatus).

Der Plexus hat beim Neugeborenen seine Gestalt gegenüber dem 17tägigen Stadium nur unwesentlich geändert und ist auch nicht vergrößert worden. Die Region des Foramen Magendie (Apertura mediana ventriculi IV.) ist etwas kleiner geworden und von einer dickeren Zellage bedeckt, die nur noch an einzelnen Stellen Öffnungen zeigt. Eventuell verliert diese mediane Öffnung bei der Maus nach der Geburt an Bedeutung, da sich inzwischen auch die seitlichen Aperturen geöffnet haben.

Die Ventrikelwände — besonders des Hirnstammes — sind auch beim Neugeborenen noch von einer mehr oder weniger dicken



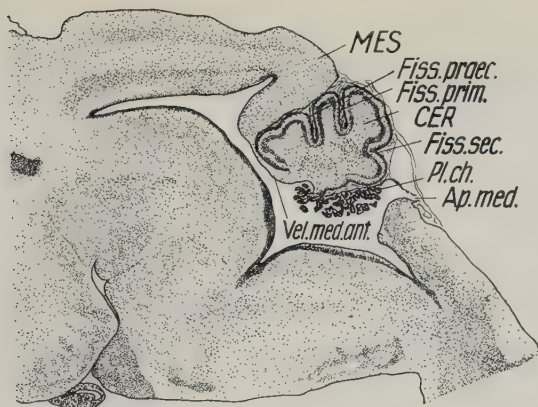


Abb. 16a. Medianer Längsschnitt durch normales neugeb. Cerebellum  
(Erkl. d. Abk. s. S. 551)

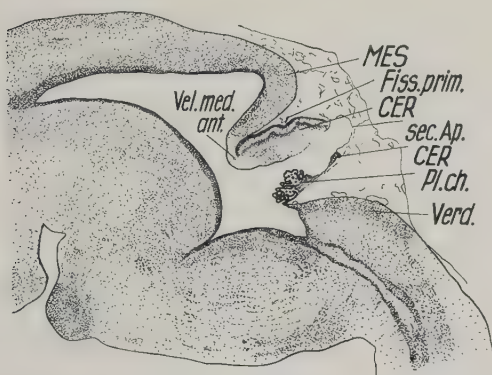


Abb. 16b. Medianer Längsschnitt durch neugeb. Dreiergehirn mit secund. Apertur

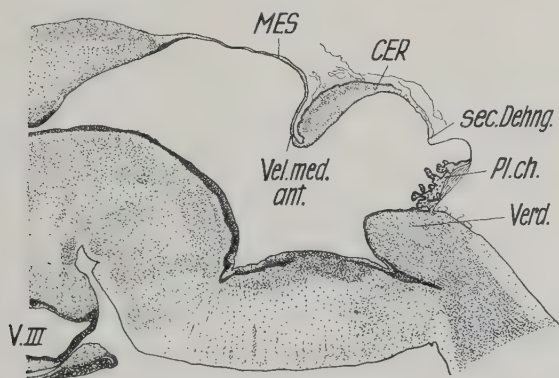


Abb. 16c. Medianer Längsschnitt durch neugeb. hydrocephales Gehirn  
(Erkl. d. Abk. s. S. 551)

Matrixschicht bekleidet, die Mitosen aufweist und sich allmählich in das Ependym umwandelt, das an manchen Stellen schon andeutungsweise vorhanden ist.

Das neugeborene Drehergehirn zeigt nun je nach Stärke der Ausbildung der Anomalien erhebliche Abweichungen vom normalen Bild.

Sehen wir uns nun den Sagittalschnitt durch ein stark geschädigtes Gehirn näher an (Abb. 16a—c).

Das Mesencephalon ist caudal zu einer schwachen, dünnen Platte gedehnt und dadurch erheblich in seiner quantitativen Ausbildung zurückgeblieben. Der Aquaeductus Sylvii ist offen, was ja schon in der Untersuchung der erwachsenen Gehirne stets gefunden wurde. Die dünne Mesencephalondecke geht in das ebenso dünne vordere Marksegel über, an das sich das völlig anomale Kleinhirn anschließt. Dieses ist nur eine kurze, flache Platte, die mit dem normalen Kleinhirn kaum noch zu vergleichen ist, da die ventralen und caudalen Partien vollständig fehlen. Caudal läuft diese Platte in einen dünnen, aufgelockerten Gewebsabschnitt aus. Zwischen diesem und dem an den Hirnstamm angehefteten Plexus spannt sich eine dünne Membran aus abgeflachten Zellen mit aufgelagerter Pia mater. Das abortive Kleinhirn ist durch den Liquordruck von caudal her schräg nach oben gedrückt und dem Mesencephalon angelagert — eine Tendenz, die schon bei den Embryonen zu beobachten war. Eine Andeutung der bei dem normalen schon ausgebildeten Hauptfurchen und Lobi läßt sich nicht feststellen. Somit ist es auch nicht möglich zu sagen, welche Lobi im erwachsenen Gehirn aus diesen Resten des Kleinhirns hervorgehen würden. Von den Befunden an den erwachsenen Gehirnen läßt sich schließen, daß wahrscheinlich Teile des Lobus anterior vorhanden sein würden. Die Rinde dürfte geschädigt sein, ventrale Abschnitte fehlen, und in der Medianebene würde wohl ein Spalt die Lobuli in seitliche Anteile trennen. Das ist hier im neugeborenen Gehirn noch nicht zu erkennen, aber durch die ständig weiter fortschreitende Dehnung der Cerebellarplatte würde sich schließlich die Dehnung bis zum Reißen weiter fortsetzen und dann den Spalt ergeben, in den sich gegebenenfalls das sehr dünne vordere Marksegel hineinstülpen würde. Man kann also von dieser defekten Ausbildung des Kleinhirns beim Neugeborenen in den Grundzügen die Anomalien beim Erwachsenen ableiten.

Histologisch zeigt der Kleinhirnwulst nicht die deutliche Schich-

tendifferenzierung. Es lassen sich aber doch die embryonale Körnerschicht, die Molekularschicht und weniger deutlich die innere Körnerschicht erkennen. Die Intracerebellarkerne sind von ventral her stark reduziert und in ihrer Lage natürlich entsprechend der anomalen Form und Größe des Kleinhirns von der Norm abweichend (s. auch den Querschnitt in Abb. 17b).

Betrachten wir noch die weiteren in den Embryonalstadien aufgezeigten charakteristischen Punkte der Mißbildung: Wie schon oben gesagt, ist der Plexus fest an den Hirnstamm angeheftet. Der caudale Rand der Rautengrube ist auch hier weiter in den Ventrikel vorgestreckt und massiver ausgebildet als im normalen Gehirn.

Der gesamte Hirnstamm ist abgeflacht, die Knickungen und Beugungen nicht so intensiv wie beim normalen Befund, die auch bei den erwachsenen Gehirnen schon beschrieben wurden.

Die oben am Längsschnitt beschriebenen Befunde werden durch den Querschnitt in Abbildung 17b weiter vertieft. Vor allem soll an diesem Querschnitt die Ausbildung der seitlichen Apertur gezeigt werden. Die Mißbildungen im Kleinhirn und Mittelhirn sind eindeutig genug, um auf eine ausführliche Beschreibung verzichten zu können (Abb. 17a, b).

Der Plexus chorioides zeigt in seinen verschiedenen Anteilen erhebliche Störungen. Der mediane Abschnitt ist im pathologischen Querschnitt gar nicht vorhanden, da er ja wesentlich weiter nach caudal verlagert ist und so auf diesem Querschnitt nicht getroffen wurde. Beim normalen Gehirn sitzt der seitliche Anteil des Plexus als zottenreiches Büschel an einem kurzen, nach ventral gerichteten Zapfen. Im pathologischen Querschnitt dagegen ist diese Stelle des Kleinhirns sehr stark gestreckt worden und geht in einen Plexus mit äußerst geringer Zottenbildung über. Diese verkümmerte Ausbildung des Adergeflechtes muß sekundär erfolgt sein. Sie geht wohl auf eine starke Dehnung dieser Region zurück, wodurch der Plexus auseinandergezogen und seine Falten reduziert wurden. Als sekundäre Umgestaltung muß diese Ausbildung deshalb angesehen werden, weil bei Embryonen mit starkem Hydrocephalus der Plexus auch in seinen seitlichen Anteilen stets relativ gut entwickelt ist, was wir als Ursache für einen starken Wasserkopf festgestellt hatten. Zwischen dem Plexus und dem Hirnstamm spannt sich in dem pathologischen Querschnitt eine flache und dichte Platte aus Nervengewebe, die den Ventrikelrecessus hermetisch gegen den Subarachnoidalraum abriegelt. Es ist dies die gleiche sekundär

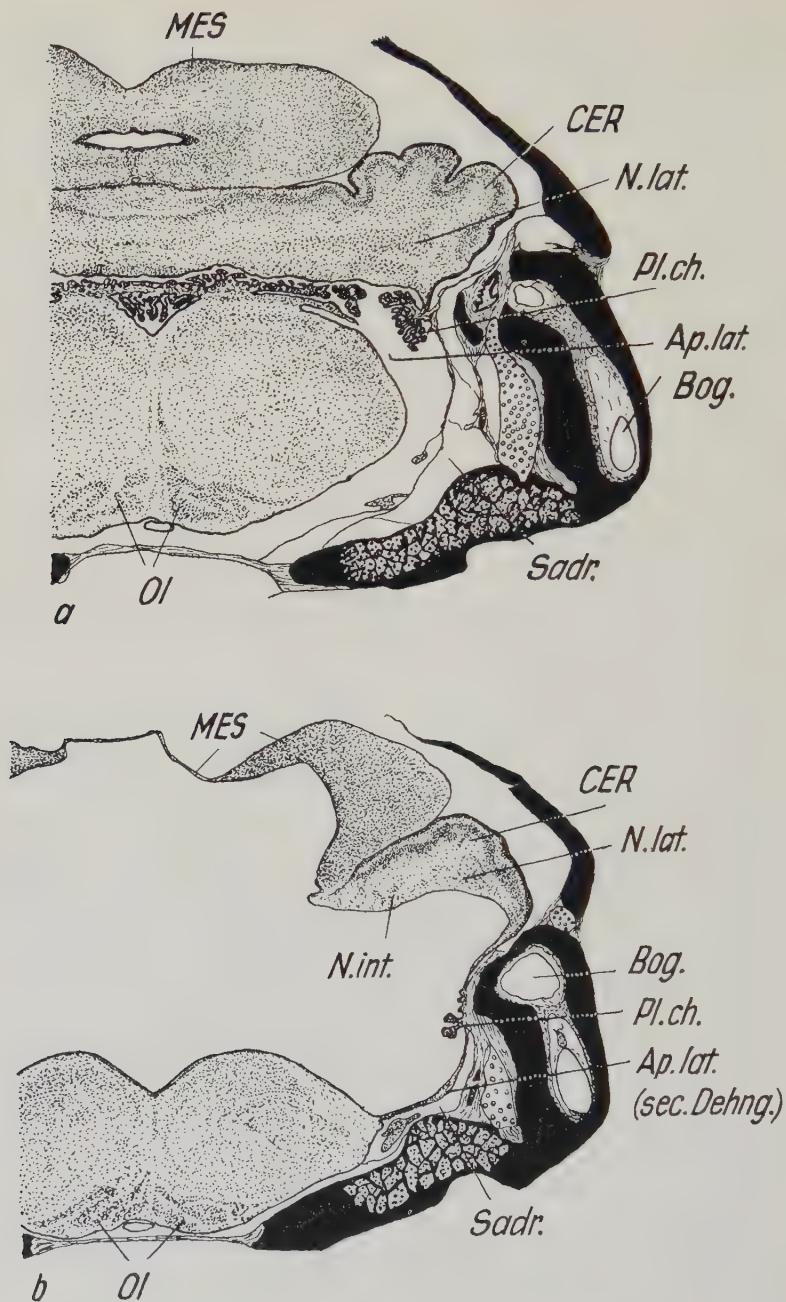


Abb. 17. Gehirne neugeboren: Querschnitt im Bereich der Apertura lateralis  
a: normal; b: Dreher



gedehnte Gewebeplatte, wie sie auch schon im Sagittalschnitt der Abbildung 15b in Erscheinung trat. An der entsprechenden Stelle findet sich im normalen Querschnitt keinerlei Membran, sondern hier ist durch die Apertura lateralis (Foramen Luschka) die Kommunikation mit dem Subarachnoidalraum gegeben, also der Liquorabfluß aus dem Ventrikel möglich.

Im pathologischen Querschnitt beachte man auch die Erweiterung der Bogengangsanschnitte (Fischer, 1956).

In Abbildung 16b ist ein Gehirn dargestellt, das als Beispiel dafür dienen soll, wie es trotz der gestörten Entwicklung des Daches des 4. Ventrikels beim Neugeborenen nicht zu einem starken Hydrocephalus zu kommen braucht. Das Gehirn stammt aus einem Wurf, der aus der Kreuzung zweier homozygoter Dreher (Geschwister) stammt. Der Wurf bestand aus 4 Tieren, von denen eines ein starker Hydrocephalus war (Abb. 16c), die übrigen 3 aber nicht als solche angesprochen werden konnten. In den Schnitten offenbarten sie aber die typischen Drehermerkmale in Innenohr und Gehirn. Erstaunlich ist dabei die Gleichförmigkeit der Ausbildung der Anomalie bei diesen 3 Tieren.

Der Ventrikel des Gehirns ohne deutlichen Hydrocephalus (Abb. 16b) ist gegenüber dem normalen und im Unterschied zum starken Hydrocephalus relativ wenig erweitert. Das Mesencephalondach erreicht jedoch auch hier nicht seine normale Stärke.

Die stärksten Defekte weist auch hier das Kleinhirn auf. Seine Entwicklung ist weit hinter dem normalen zurückgeblieben, die caudalen und ventralen Bezirke fehlen. Die Lobulation ist nur angedeutet. Die Fissura praeculminata ist durch eine leichte Furche markiert. Die Fissura prima scheint hier die Grenze für die Entwicklung des Kleinhirns überhaupt zu sein, denn auf ihrer Höhe reißt die Platte ab, und es schließt sich eine regelrechte Apertur an, die auf Grund ihrer histologischen Struktur wohl durchlässig für Liquor ist, genau wie das Foramen Magendie. Die Kleinhirnplatte muß während des Embryonallebens an dieser Stelle gesprengt worden sein, denn von der anderen Seite grenzt an diese Apertur ebenfalls ein Stück Kleinhirngewebe. Damit liegt sie direkt innerhalb des Kleinhirns. Ein weiterer Beweis für die erfolgte Sprengung der Kleinhirnplatte ist das Fehlen der Matrixbekleidung an der Begrenzungsfläche zum Ventrikel am caudalen Cerebellarabschnitt (s. Zeichnung, Abb. 16b). An der Oberfläche fehlt an dem hintersten Abschnitt des Kleinhirnwulstes die embryonale Körnerschicht. Die

Matrix und die Körnerschicht sind aber die Bildungsschichten für das Kleinhirngewebe, demzufolge wird in diesem Abschnitt des Kleinhirnes keine Weiterentwicklung erfolgen können. Im erwachsenen Gehirn fehlen dann die caudalen Lobuli des Lobus posterior oder sind mangelhaft entwickelt. Im Vermis würde ein Loch klaffen, das die Funktion des Foramen Magendie übernommen hat. Aus dem kleinen Rest von Kleinhirngewebe, das mit dem Plexus verbunden bleibt, können sich aber andeutungsweise noch Uvula und Nodus ausbilden. In den cranialen Partien des Kleinhirns würden sich nur relativ geringe Störungen nachweisen lassen.

Der Plexus chorioides des Gehirns mit dem sekundären Durchbruch einer Apertur ist genau wie bei allen Drehergehirnen an den Hirnstamm angesetzt; er ist reduziert und zeigt weniger Zotten als der normale. Der Rand der Rautengrube ist verdickt und ragt anomal weit in den Ventrikel hinein.

Im Kleinhirn ist im caudalen Bereich eine Auflockerung und Auf-faserung des Gewebes zu erkennen, die sich hauptsächlich ventralwärts erstreckt. Dieses aufgelockerte Gewebe entbehrt der Matrix- und damit der späteren Ependymbekleidung, die es gegen den Ventrikel hin abgrenzt. Derartige Stellen finden sich übrigens auch in Gehirnen, die keinen sekundären Weg für den Liquortransport erhalten haben. Bei steigendem Liquordruck kann dieses lockere Gewebe bei zunehmender Dehnung des Cerebellarwulstes sehr leicht reißen und verdrängt werden, so daß dann in den erwachsenen Gehirnen die Schädigungen der Kleinhirnssubstanz noch weiter ausgedehnt werden können. Ein weiterer wichtiger Faktor kommt aber noch hinzu: Der Liquor kann in die Zellücken eindringen, da keine ependymale Bekleidung vorhanden ist, die diese verhindern würde. Das würde eine weitere Auflockerung des Gewebes zur Folge haben, die von der Infiltrationsstelle aus sich im Kleinhirn ausbreiten könnte. Das erklärt auch gewisse Cystenbildungen, die in verschiedenen Gehirnen gefunden wurden.

Im Gehirn der Abbildung 16c finden sich z. B. in den seitlichen Abschnitten des Kleinhirns sehr große Hohlräume oder Cysten, die mit Liquor gefüllt gewesen sein müssen. Nach der Medianen hin stehen sie mit dem Ventrikel in Kommunikation. In den Hohlraum hinein ragen von den Rändern her Fasern und Blutgefäße. Mitunter finden sich auch Erythrocyten und andere Blutelemente, die wohl aus unterbrochenen Gefäßen stammen. In Abbildung 18 ist eine Mikrophotographie einer solchen riesigen Cyste wiedergegeben. Im

mittleren Abschnitt des Bildes ist es in dem dorsal liegenden Gewebe zur Verwerfung der Rindenschichten gekommen, die mit aufgelockerten Fasern durchsetzt sind, wohl ein Ergebnis der Liquorinfiltration. Der ventrale Abschluß der Cyste zum Ventrikel hin wird nur durch einen Faserstrang mit Ependymanlage gebildet (Abb. 18).

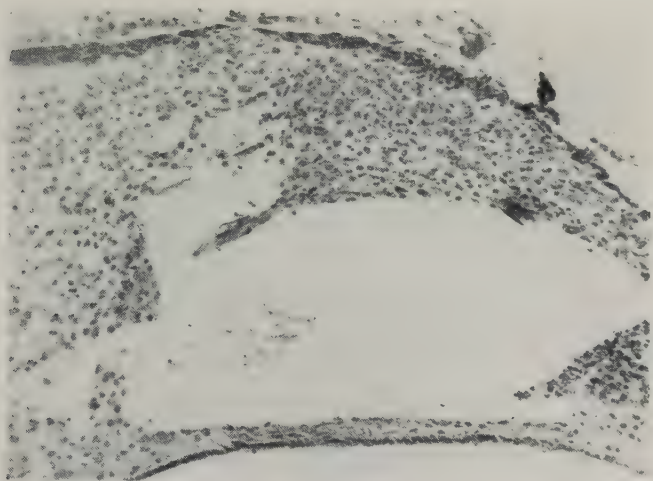


Abb. 18. Cyste und Gewebsauflockerung im hydrocephalen Kleinhirn  
200mal

Die Abbildung zeigt ein sehr deutliches Beispiel für derartige Cystenbildungen, wie sie sich nur in sehr starken Wasserköpfen finden. Sonst sind sie kleiner und in geringerer Ausdehnung und Anzahl zu finden.

In den embryonalen Gehirnen konnten sie noch nicht festgestellt werden, wenn man von den aufgelockerten Gewebsabschnitten in den caudalen Abschnitten der hydrocephalen Kleinhirne absieht, von denen aber wahrscheinlich die Infiltration ausgeht.

Bei mehreren Gehirnen, die einige Tage nachgeburtliche Entwicklung durchlaufen haben, liegen die Cysten sowohl im Kleinhirn, als auch im Mesen- und Telencephalon.

Zusammenfassend wollen wir also feststellen, daß bei den neugeborenen Gehirnen ein sehr eindeutiger Anhaltspunkt dafür aufgefunden werden konnte, weshalb Hydrocephalus nicht bei allen Tieren zur Zeit der Geburt angetroffen wird. Die Schaffung einer

secundären Apertur verhindert die Entstehung eines deutlichen Hydrocephalus. Ein weiterer Grund ist bei den Embryonen in der unterschiedlichen Entwicklung der Defekte im Ventrikeldach zu suchen, die einen mehr oder weniger funktionsfähigen Plexus bedingen und damit auch die Stärke des Hydrocephalus variieren lassen.

## 2. 1. bis 10. Tag nach der Geburt

Im normalen Cerebellum werden nach der Geburt die festgelegten Grundzüge weiterentwickelt. So wachsen die Lobuli weiter zu ihrer endgültigen Größe und Gestalt heran. Die bei der Geburt noch nicht ausgebildeten Falten werden allmählich geformt. Es lassen sich die Lingula und der Nodus in ihrer Entstehung verfolgen; im Lobus medianus posterior (Bolk, 1906) treten die Lobuli in ihrer späteren Zahl und Form hervor. Der Lobus anterior teilt sich in die 4 Lobuli, die sich beim erwachsenen Cerebellum feststellen lassen. In den Hemisphären treten die Lobi ansoparamediani in Erscheinung, und der Paraflocculus wird weiter in die Fossa subarcuata des Petrosus eingebettet.

Die endgültige Form des Kleinhirns der erwachsenen Maus ist der Abbildung 1a zu entnehmen.

Die Entwicklung ist bis zum 10. Tage nach der Geburt noch nicht abgeschlossen, denn noch immer wird seine Oberfläche in den histologischen Schnitten von der embryonalen Körnerschicht bedeckt, die ja den Cerebellarcortex ausbildet.

Im Drehergehirn ist diese hauptsächlich durch die Formgestaltung und quantitative Entwicklung gekennzeichnete Phase der Kleinhirnentwicklung je nach Stärke des Hydrocephalus erheblich gehemmt und gestört. Eine Formgestaltung liegt zwar ebenfalls vor, aber diese hat die völlig defekten Kleinhirne der erwachsenen Tiere zum Ergebnis, wie sie schon früher beschrieben wurden.

Bei der Verfolgung der Ausbildung der Mißbildung nach der Geburt und bei den Embryonen läßt sich ein sehr wichtiger Punkt nicht ausschalten, der die Erklärung der Befunde bei erwachsenen Tieren ganz bedeutend erleichtern würde: Man kann — das liegt in der Natur der Sache — nicht ein einzelnes, bestimmtes Gehirn von der Geburt oder gar vom Foetus bis zum Erwachsenen verfolgen. Immer bleiben nur einzelne Phasen zu untersuchen, aus denen sich eine geschlossene Linie bilden muß. Niemals waren auf einem späteren Stadium in dem einen untersuchten Gehirn die gleichen



Bedingungen vorhanden, wie sie in einem früheren dargestellt wurden.

Ich will aus diesem Grunde nur die wichtigsten Grundzüge der nachgeburtlichen Entwicklung aufzeigen, die sich aus den untersuchten Gehirnen vom 1. bis 10. Tage ablesen lassen. Eine Beschreibung von Einzelfällen würde gegenüber der Besprechung der Befunde an den erwachsenen Gehirnen keine wesentlich neuen Gesichtspunkte bringen.

In allen Cerebella läßt sich eine gehemmte Lobulation in den noch vorhandenen Kleinhirnresten feststellen. Die Furchen sind nicht so tief wie normalerweise. Diese Tatsache ist wohl durch den Druck bedingt, der von innen her gegen die meist nur schwache Kleinhirnpalte wirkt.

Die vorderen Abschnitte des Kleinhirns führen mehr oder weniger ungestört die Lobulation aus, während die caudalen Regionen bei allen Drehermäusen gestörte Bilder ergeben.

In den ersten Tagen nach der Geburt ist das Bild der Mißbildungen in den Kleinhirnen gegenüber dem bei den Neugeborenen nur wenig verändert. Erst bei 4 bis 5 Tagen, in schweren Fällen von Hydrocephalus auch schon vorher, lassen sich histologische Umbildungen im Kleinhirngewebe feststellen, auf die wahrscheinlich die nun auftretende stärkere Zerstörung des Kleinhirns zurückgeht. An den ventralen Bereichen der Kleinhirnanlage, die sich an ihrer Oberfläche zur Bildung der Lobuli angeschickt hat, lockert sich das Gewebe auf, besonders anfänglich über den Stellen, an denen die Bekleidung mit Matrix bzw. Ependym fehlt, das sind — wie schon bei Embryonen und Neugeborenen aufgezeigt — in erster Linie die caudalen Abschnitte des Kleinhirnwulstes. Diese Auflockerung dehnt sich in der Kleinhirnmasse weiter aus, sowohl cranio-caudal als auch nach dorsal hin. Dabei erreicht sie an manchen Stellen auch die Oberfläche des Cerebellums und verdrängt hier stellenweise die embryonale Körnerschicht, die keine neuen Zellen mehr ansetzen kann (Abb. 18). Ergebnis dieser Störung ist ein von Pia mater oder von einer dünnen Platte aus Kleinhirnsubstanz überdecktes Loch. Von solchen Löchern aus scheint sich dann der Liquor unter der Pia mater auf der Oberfläche des Kleinhirns auszubreiten und hier die Entwicklung der Molekularschicht und zum Teil auch der inneren Körnerschicht zu verhindern, so daß im erwachsenen Gehirn Oberflächendefekte z. B. in den Hemisphären zustande kommen.

Schon bei Neugeborenen wurden in sehr schweren Hydrocephali in dem Kleinhirngewebe sogenannte Cysten und Hohlräume beschrieben (s. o.), in die nur einzelne Nervenfasern und Blutgefäße hineinragen. Das sind die gleichen Bildungen, wie sie bei weniger stark defekten Gehirnen erst einige Tage nach der Geburt aufzutreten pflegen. Bei den schweren Hydrocephali ist der Liquordruck so stark gewesen, daß schon zur Zeit der Geburt eine Infiltration des Gewebes stattgefunden hat, wie es sich bei den einzelnen Gehirnen nach der Geburt feststellen läßt.

Bei der Auflockerung des Gewebes mag noch folgender Faktor eine Rolle spielen: Die laufende Neubildung von Gewebe an der Oberfläche wölbt diese weiter nach außen und bildet die Lobuli. An der Ventralseite fehlt die Matrix und damit die Proliferation neuen Gewebes, wodurch dann wahrscheinlich auch Zugwirkungen das Gewebe auflockern und das Eindringen des Liquors erleichtern.

Diese lockeren Gewebsmassen werden bei der Dehnung der Kleinhirnplatte und bei den Gestaltungsbewegungen der fortschreitenden Lobulation sehr leicht reißen und zur Lückenbildung führen. Außerdem werden die normalen Differenzierungsprozesse in den verschiedenen Zellelementen und Fasern entweder nur gestört oder gar nicht ablaufen können, wodurch es auch hier zum Fehlen von Kleinhirnsubstanz kommen wird.

An den Cerebella von 7 bis 10 Tagen lassen sich diese Annahmen bestätigen. Die Gewebsauflockerung beginnt vom Ventrikel her und schreitet nach der Oberfläche zu ausstrahlend fort. Dabei breitet sie sich in erster Linie im Marklager aus und stört dessen Entwicklung oder führt überhaupt zum Fehlen der weißen Substanz in mehr oder weniger großen Bereichen. Verschont bleiben davon anscheinend nur die Intracerebellarkerne und die schon fertig ausgebildeten Faserstränge (z. B. Brückenarme etc.), die dann durch diese Löcher hindurchziehen.

Aber schon in den erwachsenen Cerebella fanden sich Lobuli, deren Rinde erhalten war, die unter der Körnerschicht aber nur eine dünne Lamelle aus weißer Substanz trugen und zum Teil ohne Ependymbelag an den Ventrikel grenzten. Das wird zurückzuführen sein eben auf diese Zerstörung des Marklagers der Kleinhirnplatte durch Gewebsauflockerung infolge Liquorinfiltration. Derartige Bilder finden sich auch schon in den Cerebella einige Tage nach der Geburt, wenn die Lobulation noch nicht beendet ist. Ein Beispiel ist in Abbildung 19 dargestellt. Hier liegt ein sehr schwerer Hydro-

cephalus vor, in dessen Kleinhirn wahrscheinlich bei der Geburt Infiltrationsstellen vorhanden waren, die sich dann weiter ausgedehnt haben. Das Tier war 9 Tage alt, als es getötet wurde. Das Gehirn wurde sagittal geschnitten, der Schnitt a trifft etwa die Medianebene. Vom Vermis cerebelli ist in der medianen Partie lediglich noch eine reduzierte Falte des Lobus anterior erhalten und einige Reste des verdünnten Cerebellardaches, das hier bei der Fixierung eingefallen ist. Nach den Seiten hin (Schnitt b) sind größere Bezirke der Hemisphären vorhanden, die aber sehr viele Löcher aufweisen, welche sich bis zur Oberfläche erstrecken. Der Hirnstamm ist komprimiert und am Eingang zum Canalis centralis des Rückenmarks eingeschnürt, wodurch es zur Verlagerung der Kerne und Faserzüge in der Medulla oblongata gekommen ist. Weiterhin läßt sich deutlich die anomale Lage des Plexus chorioides erkennen, der hier weit nach caudal verschoben direkt am Hirnstamm inseriert, wenig gefaltet und stark bindegewebig durchsetzt ist. Von ihm aus erstreckt sich dann epithelial oder als dünne Gewebsplatte das Kleinhirndach zu den vorderen Resten. Das Velum medullare anterius ist nur noch eine einzellige Lamelle. Das Mesencephalondach ist epithelial entwickelt (Abb. 19).

Die stark caudalwärts verschobene Lage des Plexus ist in anderen Gehirnen mitunter noch ausgeprägter, so daß der Plexus und Kleinhirnantile in den Wirbelkanal hineingedrückt werden und so eine Art Arnold-Chiari-Mißbildung darstellen (Chiari, 1891; Frauchiger und Frankhauser, 1952).

In den 3 Schnitten der Abbildung 19a—c lassen sich Stellen an den Lobi finden, an denen die oben beschriebenen Defekte in der Ausbildung des Marklagers zu erkennen sind (Pfeile!). Außerdem fehlt in sehr großen Bezirken jegliche Ependymbekleidung, und die Ränder sind aus lockerem Fasergewebe gebildet, das auch hier die Infiltration von Liquor ermöglicht.

Wie schon erwähnt, kann die Gewebsauflockerung auch die Oberfläche, also die Bildungszone für die Rinde erreichen und hier die Weiterentwicklung hemmen oder verhindern. Dann können einmal Löcher und zum anderen aber auch Heterotopien in der Rinden-anordnung auftreten, wie es bei den erwachsenen Tieren gefunden wurde. Breitet sich die Auflockerung weiter in oder auf der Molekularschicht aus, dann kann die Körnerschicht an die Oberfläche treten, die infolge ihrer dichter liegenden Zellen der Infiltration länger Widerstand leisten wird.

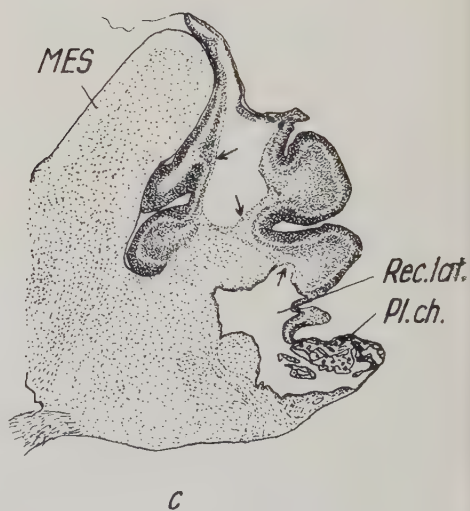
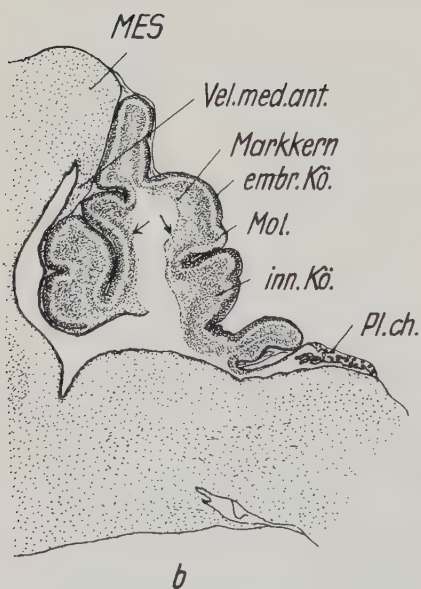
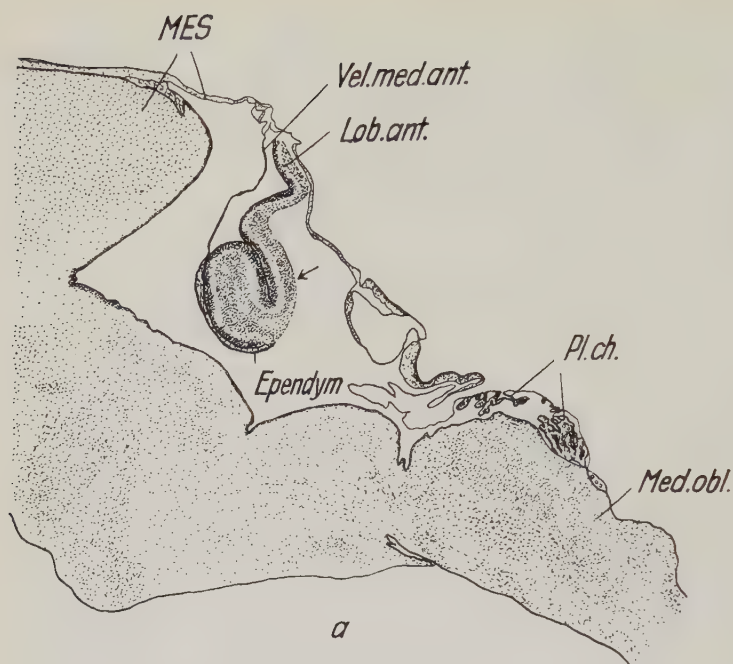


Abb. 19a—c. Sagittalschnitte durch hydrocephales Kleinhirn. 9 Tage alt  
a: median; b-c: Hemisphärenlängsschnitte. (Erkl. d. Abk. s. S. 551)



Es sei nochmals betont, daß alle diese Prozesse und Defekte einer sehr starken Variabilität unterliegen. Die zuletzt beschriebenen Vorgänge und Bilder lassen sich natürlich am besten nur bei den starken Mißbildungstypen auffinden. Die weniger defekten Gehirne zeigen sie nur in geringem Ausmaß, wenn sie dort überhaupt auftreten. Hier sind die Kleinhirnmißbildungen meist durch die defekte Anlage der Kleinhirnplatte in ihrer Beziehung zum Plexus bedingt.

## VI. Diskussion

Aus den ausführlich dargestellten Befunden an Dreherembryonen, neugeborenen Drehern und den hauptsächlich Grundzügen der nachgeburtlichen Entwicklung ergeben sich zahlreiche Probleme und Fragen von spezieller Bedeutung für diese Anomalie und auch solche, die für die normalen Bildungsprozesse einige wichtige Hinweise geben können. Es wurden derartige Probleme in der Beschreibung der Befunde schon da und dort erwähnt, ohne sie näher zu erläutern, was im folgenden geschehen soll. Dazu muß allerdings betont werden, daß es kaum möglich sein kann, eine endgültige, einwandfrei fundierte Erklärung und Lösung zu bringen. Die Betrachtungen werden mehr oder weniger den Charakter von Hypothesen und Theorien tragen müssen. Das ergibt sich schon daraus, daß man allein mit morphologischen Untersuchungen bei derart komplizierten Wachstums- und Differenzierungsprozessen nicht den Vorgang selbst erfassen kann, sondern eigentlich nur immer seine Ergebnisse. Stets wird man an eine Grenze gelangen, wo aus den morphologisch-anatomischen Bildern keine Anhaltspunkte für bestimmte Vorgänge mehr gewonnen werden können. Jenseits dieser Grenze muß die physiologische, besser wohl die physiologisch-chemische Forschung einsetzen, die eventuell Aussagen über die Motoren der Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse machen kann. Aber auch dabei muß man sich von vornherein im klaren sein, daß stets nur eine Verlagerung der Fragenkomplexe von größeren zu kleineren Elementen der Lebensprozesse erfolgt, so daß man schließlich zu den eigentlichen Steuerungszentren der Entwicklung gelangen wird, den Genen, die ja letzten Endes alle diese Prozesse beherrschen und, wie es die Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt haben, auf chemischem Wege steuern. Die Aufklärung dieser Genwirkung in ihrer mannigfaltigen Verzweigung wird die Aufgabe einer engen Zusammenarbeit zwischen morphologischer, physiologisch-chemischer und genetischer Forschung sein müssen, denn

eine dieser Abteilungen der modernen Naturwissenschaft wird stets wieder an die Grenzen gelangen, die ihr eine weitere Erkenntnis verwehren.

Die erste und wohl wichtigste Frage, die sich aus dem beschriebenen Material ergibt, ist die nach der phäno-genetischen Wirkung (im Sinne V. Haeckers, 1918) des Drehergens. In welcher Phase der Entwicklung des Embryos oder seiner Vorstadien greift das Gen modifizierend in die normalen Vorgänge ein?

Die Anomalien konnten sowohl beim Innenohr (Fischer, 1958), als auch beim Gehirn bis etwa zum 11. Tage der Embryogenese zurückverfolgt werden. Die Untersuchung der frühen Stadien steht infolge der Schwierigkeiten bei der Beschaffung homozygoter Embryonen noch aus. Die Art der Defekte in beiden Organ-systemen läßt jedoch darauf schließen, daß die Entwicklung auf früheren Stadien in anomale Bahnen gelenkt wird, denn die Verdickung der caudalen Decke des 4. Ventrikels muß schon früher angelegt sein, um am 11. Tage die beschriebene Ausbildung zeigen zu können.

Aus der Literatur könnte man gewisse Rückschlüsse aus ähnlichen Bildungen ziehen. Man kann jedoch nicht ohne Einschränkung gleiche Verhältnisse erwarten. Bonnevie hat in mehreren Arbeiten (1935, b; 1936, 1940) die Manifestation des „st-Gens“ bei dem „Shaker-short“-Stamm von Dunn (1934) untersucht. Bei diesen Tieren zeigt sich etwa am 9. Embryonaltage eine erhebliche Verdickung des Daches des 4. Ventrikels. Epithelial bleibt nur die Region des Foramen anterius. Eine plexusbildende Zone mit epithelialer Lamina tectoria fehlt gänzlich. Die Plexusbildung wird infolge der Verdickung der dafür praedestinierten Region verhindert, die Gefäßkapillaren der Tela chorioidea stehen unter sehr stark erhöhtem Druck, was nach Bonnevie zu Herzstörungen, Schwanzdefekten und schließlich zu Gehirnhernien führt. Die bei diesem Material vorliegende Verdickung ähnelt sehr der bei den Drehern vorgefundenen, nur daß sie wesentlich größere Bezirke erfaßt, denn bei den Drehern bleibt immer noch eine mehr oder weniger große Zone epithelial, aus der dann der Plexus gebildet werden kann. Interessant für unsere Fragestellung ist die versuchte Herleitung der Verdickung bei den „Shaker-shorts“ aus früheren Embryonalstadien. Bei Stägigen Embryonen sind schon die dorsalen Verschlußränder des Medullarrohres abnorm verdickt und sein Lumen deutlich verengt. Das Verdickungsmaterial ist strangförmig

angeordnet. In noch jüngeren Stadien liegt an der offenen Medullarplatte eine Hypertrophie des Ektoderms vor, welche sich bis zum Implantationsstadium zurückverfolgen läßt, wo die Zellen ungeordnet angehäuft im ektodermalen Keimblatt liegen. Bonnevie konnte jedoch nicht entscheiden, ob diese Hypertrophie die erste phänogenetische Manifestation des „s<sup>t</sup>-Gens“ darstellt. Insofern trägt dieses Material also auch nicht zur Klärung der gleichen Frage bei den Drehern bei. Es ist nur für spätere Untersuchungen wichtig, daß eventuell eine ähnliche Vorgeschichte der Verdickung des caudalen Ventrikeldaches bei den Drehern zu erwarten ist. Da die „Shaker-shorts“ gleichfalls ein bewegungsgestörter Stamm der Hausmaus sind, der Innenohranomalien — wenn auch anderer Ausbildung — zeigt, die auf gestörte Lagebeziehungen von Medullarrohr und Ohrblase zurückgeführt werden, wären eventuell ähnliche Verhältnisse bei den jüngeren Stadien der Dreher-Embryogenese zu erwarten. Allerdings muß dabei auch in Rechnung gestellt werden, daß im Endeffekt die Anomalien völlig unterschiedlich sind.

Das erste Stadium des phänogenetischen Unterschieds (phäno-kritische Phase), in dem die normale und die pathologische Entwicklung auseinanderlaufen, kann also auch im Vergleich mit ähnlich gelagerten Fällen bei Mutanten eines anderen Gens nicht erfaßt werden, da auch bei dem Vergleichsmaterial noch keine Klarheit darüber besteht, wo diese veränderte Wirkung die Entwicklung zuerst in anomale Bahnen lenkt. Wahrscheinlich wird dies auf sehr frühen Stadien der Embryogenese erfolgen, eventuell schon in einem Zeitpunkt, in dem die Genwirkung nur einen relativ kleinen, aber deshalb um so wichtigeren Determinationsbezirk in seinen Prozessen beeinflußt, der eventuell in den Ektodermblastomeren zu suchen wäre und auf veränderten Chemismen basieren könnte. Freilich ist diese Annahme äußerst hypothetisch und entbehrt vorläufig noch jeder Sicherung durch Befunde an dem mutierten Material. Außerdem wissen wir heute noch zuwenig über die Genwirkung, als daß darüber gesicherte Aussagen möglich wären.

Wie schwierig es ist, von gleichen phänischen Erscheinungen auf gleiche genotypische Verhältnisse zu schließen, beweist auch der Vergleich des „hy-1“ mit dem Material des Dreherstammes. Die fast völlig identischen Bilder der erwachsenen Cerebella bei den Hydrocephali des „hy-1“ (Clark, Bonnevie) und denen des Dreherstammes, weiterhin die gleiche Variabilität in der Expressivität der Anomalie, veranlaßten in der Arbeit über die erwachsenen

Drehergehirne (Bierwolf, 1956) zu der Annahme, daß es sich eventuell um multiple Allele ein und desselben Gens handeln könnte. Da der „hy-1“ nicht mehr existiert, kann dies allerdings genetisch nicht mehr nachgeprüft werden. Sosehr aber die Anomalien bei Erwachsenen sich ähneln, sosehr sind die Bilder in der Embryogenese verschieden. Bei den „hy-1“-Embryonen läßt sich ab 12. Tag die deutliche Ausbildung eines Hydrocephalus feststellen. Der Überdruck im Gehirn resultiert nach Bonnevie (1944) aus einer gestörten Flüssigkeitslage der frühen Embryonalstadien. Zuerst soll ein Flüssigkeitsüberschuß außerhalb der Embryonen und in deren mesenchymalen Geweben vorliegen. Mit der Entwicklung des Plexus soll dann die überschüssige Flüssigkeit durch das Plexusepithel in den Ventrikel transsudiert werden, in dem der Druck ansteigt und zu den Kleinhirnmißbildungen führt: Das Foramen anterius persistiert auch in den späteren Stadien, der Plexus bleibt normal in Lage und Quantität, das Foramen Magendie wird ausgebildet. Dann kommt es infolge erhöhter Flüssigkeitsproduktion durch den Plexus zum sehr starken Ansteigen des Druckes im Ventrikelsystem. Die Deckplatten des Mesencephalons und Cerebellums werden stark gedehnt und verdünnt, und dadurch sind die Cerebellardefekte bedingt. Die beträchtliche Variabilität der Stärke der Defekte wird durch den zeitlichen Unterschied erklärt, mit dem bei den einzelnen Gehirnen die Überführung des Flüssigkeitsüberschusses in die Ventrikel erfolgt, so daß die Entwicklung des Gehirns schon verschieden weit fortgeschritten ist.

Bonnevie (1944) macht also den Plexus chorioides für die Überführung des Flüssigkeitsüberschusses aus den mesenchymalen, das Gehirn umgebenden Geweben in den Ventrikel hinein verantwortlich. Sie leitet aus dieser Annahme sogar einen Beweis dafür ab, daß der Plexus eine transsudatorische Funktion ausübt.

Die Befunde an den Embryonalstadien vor dem 12. Tage sind von Bonnevie an Embryonen gemacht worden, von denen sie nicht genau weiß, wie die Elternpaare belastet waren. Außerdem trat eine Überschneidung der hy-Embryonen mit normalen auf und eine hohe Sterblichkeit der einwandfrei belasteten Tiere, so daß bei der Beschreibung der späteren Stadien nur Tiere in Frage kamen, die auf dem Letalitätsstadium keine sicheren Kennzeichen der Anomalien trugen. Das hat zur Folge, daß sowohl die Zahlenverhältnisse nicht als gesichert gelten können, als auch überhaupt der Zusammenhang der frühen Defekte mit dem „hy-1“ in Frage gestellt ist (s. auch



Grüneberg, 1952). Abgesehen davon scheint mir die Erklärung der Rolle des Plexus bei der Entstehung des Hydrocephalus nicht ganz den Gegebenheiten zu entsprechen. Weed (1917) sagt über die Bedeutung der einsetzenden Plexusfunktion, daß von diesem Moment an die Menge des Liquors im Ventrikel wesentlich erhöht wird. Das hat einen verstärkten Abtransport der Flüssigkeit aus dem Ventrikel in die umgebenden Gewebe zur Folge und führt dort zur Ausbildung der Meningen. (Über die normale Flüssigkeitszirkulation nach Weed siehe auch weiter unten!) Weed nimmt danach an — und das ist wohl heute die allgemein vertretene Anschauung —, daß der Plexus den Liquor produziert, d. h. daß er ihn nicht aus den mesenchymalen Geweben außerhalb des Gehirns entnimmt, sondern aus dem Blut der feinen Kapillaren, mit denen er versorgt wird. Bonnevies Erklärung würde bedeuten, daß der Plexus die Flüssigkeit aus dem extraventrikulären Gewebe in den Ventrikel „transsudiert“, von wo sie sofort wieder nach außen strömt, um abermals hineintranssudiert zu werden. Das ist sehr unwahrscheinlich! Ich möchte vielmehr folgende Erklärung der Verhältnisse bei den „hy-1“-Embryonen ab 12. Tage geben: Mit der Entwicklung des Plexus am 12. Tage der Embryogenese steigt die Menge des Liquors im Ventrikelsystem wesentlich an. Er wird durch das Foramen Magendie nicht in normalem Ausmaß abfließen können, da die umgebenden Liquorräume und Gewebe infolge der gestörten Flüssigkeitsbalance in den frühen Embryonalstadien unter erhöhtem Liquordruck stehen und den anomal hohen Anfall von Flüssigkeit nicht durch Resorption ausgleichen können. Erst auf späteren Stadien — wie Bonnevie es annimmt — kommt es zur Einstellung eines Gleichgewichts zwischen Produktion und Resorption der Cerebrospinalflüssigkeit. Dann sind aber die Gehirnanomalien bereits festgelegt.

Es ergeben sich hier doch ganz wesentliche Unterschiede zu den Dreherembryonen: Der Hydrocephalus läßt sich bei diesen nicht auf einen primären Flüssigkeitsüberschuß in den extraembryonalen Geweben und später embryonalen Teilen zurückführen, sondern ist als eine direkte Folgeerscheinung des Verschlusses des 4. Ventrikels zu betrachten, der ja durch die Verdickung des caudalen Ventrikeldaches bedingt ist. Beim „hy-1“ liegt dagegen ein völlig durchgängiger Abflußweg für den Liquor vor. Die Abbildung 20 soll diese Unterschiede noch einmal verdeutlichen. Sie zeigt einmal die Ausbildung der Defekte bei einem 12tägigen Embryo des „hy-1“-

Stammes mit persistierendem Foramen anterius und zum anderen das gleiche Stadium bei einem Dreherembryo, bei dem das Foramen anterius verschlossen wurde und auch das Foramen Magendie fehlt. Die Ursachen für den Hydrocephalus in beiden Stämmen sind also völlig verschieden, während die Gehirnanomalien bei den erwachsenen Tieren fast identisch sind (Abb. 20).

Die Vergleiche unseres Drehermaterials mit zwei anderen Mutationen der Hausmaus, die beide ebenfalls das Gehirn betreffen, zeigen also zwei wichtige Tatsachen: Im ersten Fall („Shaker-shorts“) sind die phänischen Verhältnisse in der Embryogenese sehr

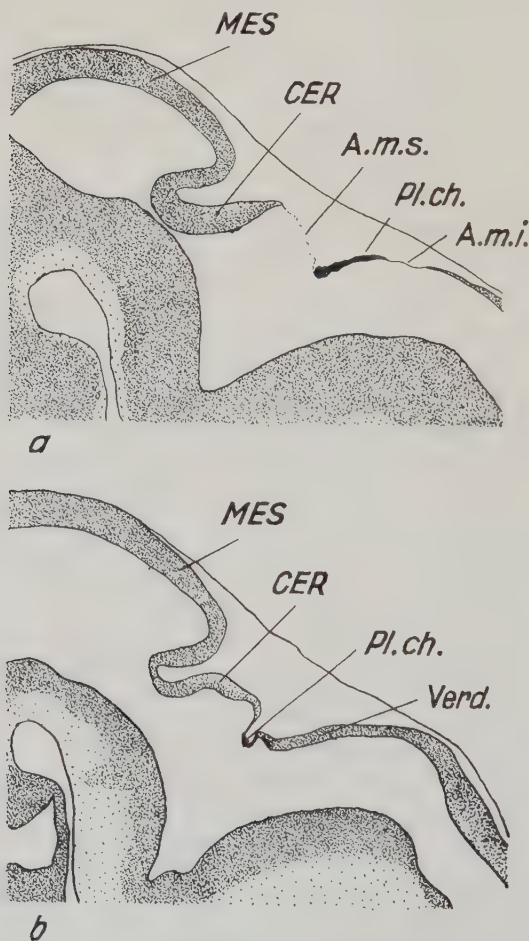


Abb. 20. Vergleich des „hy-1“ mit Dreher  
a: hy-1 (nach Bonnevie, 1943, Abb. 17c, S. 19); b: Dreher, (Erkl. d. Abk. s. S. 551)

ähnlich und die späteren Anomalien völlig verschieden, während im zweiten Fall („hy-1“) die Embryogenese stark differiert und dafür aber die Ausbildung der endgültigen Defekte stark übereinstimmt. Es mag das als Beweis dafür dienen, wie schwierig es ist, aus ähnlich oder gar phänotypisch identisch gelagerten Fällen auf gleiche Genwirkung zu schließen. Die herausgestellten Unterschiede finden sich schon an ein und derselben Species, nämlich der Hausmaus, wie sehr muß man dann erst Vorsicht walten lassen, derartige Verhältnisse auf ähnliche Erscheinungen, z. B. beim Menschen zu übertragen. Trotzdem soll das nicht eine Negierung der gesamten vergleichenden Forschung bedeuten. Werden doch bei der Aufklärung der pathologischen Verhältnisse und Vorgänge beim Tier stets Fragen von allgemein theoretischem Interesse geklärt und Prozesse studiert, die ohne Zweifel auch beim Menschen wirksam sind und Bedeutung haben. Nur wird es eben auf rein genetischem Gebiet Schwierigkeiten geben, die gleichen phänischen Erscheinungen sofort identifizieren zu können. Erst mit wachsender Kenntnis der Phäno-genetik werden in dieser Hinsicht größere Fortschritte erzielt werden können, denn diese grundlegenden Prozesse sind von allgemeiner Gültigkeit.

Nach der Diskussion der Fragen nach der phänokritischen Phase beim Dreherstamm seien der Mechanismus und die Art der Entstehung der Defekte bei den homocygoten Drehern und die Fragen besprochen, die sich aus den pathologischen Vorgängen ergeben. Sie haben zum Teil auch Bedeutung für das Verständnis der normalen Entwicklung im Bereich des Mes- und Metencephalons.

Zunächst muß aber kurz die Entwicklung der Foramina des 4. Ventrikels, die Plexusbildung und die Bedeutung dieser Gebilde für die Entstehung der Subarachnoidalräume und damit einer normal ausbalancierten Flüssigkeitszirkulation im Zentralnervensystem dargestellt werden, denn gerade in diesen Punkten liegen die Ursachen für die Defekte bei den Drehern.

Eine ausführliche Beschreibung dieser Verhältnisse gibt Weed (1917) in seiner ausgezeichneten Monographie „The Development of the Cerebro-Spinal Spaces in Pig and in Man“. Durch Injektion entsprechender Salzlösungen in die Hohlräume des Zentralnervensystems von Embryonen wurde bei der Fixierung Preußischblau ausgefällt und so die Ausbreitung der Cerebrospinalflüssigkeit im Ventrikelsystem und in den umgebenden Liquorräumen dargestellt. Dabei konnte Weed das Auftreten der Area membranacea superior

im vorderen Dach des 4. Ventrikels eindeutig nachweisen und ihre Funktion klären. Sie stellt eine Membran dar, die aus umgewandelten abgeflachten Zellen des Ventrikeldaches besteht, deren Kerne längliche Gestalt annehmen. Die Membran ist durchlässig für Liquor cerebrospinalis und ermöglicht den Abtransport in die umgebenden mesenchymalen Gewebe. Letztere werden dadurch aufgelockert, und es kommt zur Ausbildung der ersten Subarachnoidal-spalten und -trabekeln. Die Area membranacea superior wird dann allmählich verschlossen, da sich caudal davon die Einstülpung des Plexus chorioides vollzieht, in dessen vordere Region diese Membran einbezogen wird. Gleichzeitig öffnet sich caudal von der Plexusanlage eine neue Apertur bzw. wird durch die Umgestaltung des Epithels, durch Abflachung der Zellen eine neue membranöse Öffnung ausgebildet, die Area membranacea inferior (Foramen Magendie). Diese Öffnung hat die gleiche Konsistenz wie die Area membranacea superior, nur erreicht sie eine größere Ausdehnung als diese. Mit der fortschreitenden Entwicklung des Plexus wird die Produktion von Cerebrospinalflüssigkeit erheblich gesteigert, was Weed daraus schließt, daß jetzt durch die Area membranacea inferior ein Strom von Flüssigkeit erfolgt, der in die umgebenden mesenchymalen Gewebe gerichtet ist und zu deren weiterer Auflockerung führt. Dadurch entsteht die Cisterna cerebello-medullaris und weiterhin die übrigen Subarachnoidalräume. Durch Kondensation des mesenchymalen Bindegewebes bilden sich die Meningen aus. Die Pia mater differenziert sich auf der Oberfläche des gesamten Gehirns. Über der Apertur allerdings zeigen die Pia-Zellen eine andere Gestalt als in den übrigen Bereichen, da sie über der Area membranacea ihrer Funktion entsprechend abgewandelt sein müssen, um durchlässig für Cerebrospinalflüssigkeit zu sein, was ja in den übrigen Regionen nicht der Fall ist.

Weed schreibt über den Flüssigkeitstransport in der Area membranacea superior: „The fluid passes through it as through any permeable living membran. Histologically the passage is for the most part through the cytoplasm of the cells, but occasionally an intercellular course is suggested.“ Die gleiche Eigenschaft schreibt er auch der Area membranacea inferior zu. Ob auch bei erwachsenen Tieren und Menschen diese Membranfiltration vorliegt oder ob hier dann wirkliche Aperturen im Sinne offener Kommunikation vorhanden sind, kann Weed nicht entscheiden.

Wir wollen also festhalten, daß nach Weed ein entscheidender



Einschnitt in der Entwicklung der Flüssigkeitsverhältnisse des Embryonalgehirns mit der Entwicklung des Plexus und der Area membranacea inferior erfolgt. Der Plexus produziert von diesem Zeitpunkt an Cerebrospinalflüssigkeit und bewirkt damit das erhebliche Ansteigen des Flüssigkeitsdruckes im Innern des Gehirns, der durch Abtransport der Cerebrospinalflüssigkeit in die das Gehirn umgebenden Gewebe kompensiert wird und dadurch zur Entstehung bzw. Weiterentwicklung der Subarachnoidalräume führt. Für den Abtransport ist die Area membranacea inferior und zuerst auch noch die Area membranacea superior verantwortlich. Daß beide noch eine Zeitlang zusammen durchlässig sind, kann als Beweis dafür dienen, daß der Innendruck mit Ausbildung des Plexus erheblich ansteigen muß.

Wie die Produktion der Cerebrospinalflüssigkeit durch den Plexus erfolgt, kann Weed nicht erklären, aber daß der Plexus produziert, wird aus dem oben Gesagten klar. Auch andere Autoren (Schmid, 1929; Bonnevie, Dandy und Blackfan etc.) können zwar die Produktion von Liquor durch den Plexus aus zahlreichen Fakten schließen, sind aber nicht in der Lage, die Art und Weise der Produktion zu klären. Weed sagt zu diesem Punkt: „... It must be understood, however, that these structures, while undoubtedly producing by far the greatest portion of the cerebrospinal fluid, constitute merely the intraventricular mechanism for fluid elaboration. There is, also, further production of cerebrospinal fluid by the nervous tissue itself — a small addendum, produced by way of the perivascular channels into the subarachnoid spaces. . . . Furthermore, a minimal production by the ependymal cells, negligible in its significance and total amount, may occur.“ (Weed, 1917b.) Diese Ansicht ist bis heute wohl noch die am meisten vertretene.

Man muß vielleicht auch eine resorptive Wirkung der Plexus in Rechnung stellen, wie sie von verschiedenen Seiten vertreten wird. Neuerdings hat A. Kappers (1956) wieder einen Nachweis für die Resorptionsfunktion erbracht. Beim Meerschweinchen konnte er durch Tuscheinjektion in den Ventrikel das Auftreten der Tusche-partikel im Plexusepithel nachweisen. Ich möchte aber dazu bemerken, daß in der Literatur häufig an derartigen Tuscheinjektionen Kritik geübt wird, da es sich hier um eine Suspension feinsten Teilchen handelt, während der Liquor eine echte Lösung darstellt. Wahrscheinlich wären mit der Preußischblau-Methode von Weed eindeutigere Ergebnisse zu erzielen, da bei ihr eine echte Salzlösung

injiziert und bei der Fixation erst zu dem Farbstoff ausgefällt wird. Die Funktion der Chorioidalplexen scheint insgesamt genommen in erster Linie produzierend zu sein; vielleicht kann aber auch unter bestimmten Bedingungen eine resorptive Wirkung stattfinden. Die Funktion der Plexus ist sehr exakt gesteuert und entspricht wohl stets den jeweiligen Bedürfnissen. Die starke Versorgung mit Nerven spricht für diese Annahme.

Die in der früheren Arbeit über die Drehergehirne für die Resorptionstheorie ins Feld geführte Ansicht von Dietrich (zitiert nach Kehrer), daß die Lage der Plexus an dem Ausgang des 4. Ventrikels ein Beweis für die resorptive Funktion sei, kann nicht als Beweis für diese Theorie gelten. Vielmehr geht aus den oben dargestellten Untersuchungen von Weed hervor, daß der Plexus des 4. Ventrikels in starkem Maße auch für die Füllung der Subarachnoidalspalten mit Liquor verantwortlich ist, wofür seine Lage am Ausgang des Ventrikels sehr günstig ist.

Aus der Darstellung dieser normalen Verhältnisse, wie sie Weed beim Schwein und beim Menschen und zahlreiche andere Autoren bei anderen Tieren beschrieben haben und wie sie auch für die Maus gelten (Bonnievie, 1931, 1935, 1940, 1944), läßt schon darauf schließen, wie stark die Störungen beim Dreherembryo sein müssen, wenn es zu den beschriebenen Mißbildungen im Dach des 4. Ventrikels kommt.

Die bei 11<sup>1</sup>/<sub>2</sub> tägigen Dreherembryonen vorgefundene Verdickung — die sich wahrscheinlich noch in früheren Stadien finden läßt — ist die Grundlage der erheblichen Störungen der Liquorzirkulation in älteren Embryonen. Die Verdickung beruht wohl auf einer verstärkten Wachstumsrate der caudalen Ränder der Fossa rhomboidea, die dadurch anomal weit nach median und cranial in das sonst epitheliale Dach des 4. Ventrikels hineinragen. Sie verwachsen in einer größeren Region mit ihren mediad gerichteten Partien und bedingen so das Fehlen der caudalen epithelialen Spitze des Daches des 4. Ventrikels (s. Abb. 2a—c). Nach den Seiten hin, also an den caudalen Rändern der Recessus laterales, erfolgt dieses Wachstum nicht so überschießend, so daß hier die Ausbildung nahezu normal verläuft. Eine Störung der Flüssigkeitszirkulation auf diesen frühen Stadien (bis 12. Tag etwa) scheint keineswegs vorzuliegen, da die Area membranacea superior keinerlei Anomalien zeigt und den Abtransport des Liquors in die umgebenden mesenchymalen Binde-

gewebe ermöglicht. Als Beweis hierfür dient auch die völlig normale Ausbildung der Subarachnoidalräume bis zu diesem Stadium, die ja nach Weed abhängig ist von der Funktion der Area membranacea superior.

Von dem Stadium an, auf dem der Plexus entwickelt werden soll und die Area membranacea superior verschlossen wird, beginnt die Verdickung im caudalen Dach des Ventrikels ihre verhängnisvolle Rolle zu spielen. Einmal ist die zur Plexusbildung vorhandene epitheliale Region zu kurz, so daß das Adergeflecht nicht seine normale Entwicklung nehmen kann. Zweitens ist der Abschnitt, in dem nun die Area membranacea inferior ausgebildet werden soll, von einer dicken Gewebeplatte eingenommen, die unmöglich zu einer durchlässigen Membran umgebildet werden kann. Vorerst kann mit der beginnenden Liquorproduktion der Innendruck nur langsam steigen, und bis zum 13tägigen Stadium etwa scheint die Area membranacea superior noch funktionsfähig zu sein, wenn auch vermindert. Trotzdem sollte nebenher schon die untere Apertur einen Teil des Liquors abtransportieren, so daß schon mit einem leichten Überdruck zu rechnen ist. Am 14. Tage ist dann der Verschluß der oberen Apertur vollkommen. Der Plexus hat — in seiner quantitativen Ausbildung stark variierend — sich weiter eingestülpt und das verdickte caudale Ende des Daches mit in den Ventrikel hineingezogen, so daß dessen caudaler Abschnitt wesentlich kleiner ist als beim normalen Embryo, was wohl ebenfalls zu einer Drucksteigerung beitragen wird, die sonst durch das Foramen Magendie ausgeglichen werden kann.

Am 14. Tage ist somit ein völliger Verschluß des Ventrikelsystems erreicht. Die von diesem Zeitpunkt an produzierte Cerebrospinalflüssigkeit muß im Ventrikel verbleiben und zur Drucksteigerung im gesamten Hirnkammersystem führen.

Der fehlende Abtransport von Liquor in die Subarachnoidal-spalten läßt sich auch in der etwas verzögerten Entwicklung der Trabekeln und Gewebsspalten erkennen. Das meningeale Bindegewebe bleibt kompakter und zeigt nicht die großen Spalten wie beim normalen Tier. Trotzdem vergrößern sich die Subarachnoidalräume weiter, was einmal durch die nach Weed in den perivaskulären Räumen stattfindende Liquorproduktion möglich ist und was zum anderen aber auch mechanische Ursachen zu haben scheint: Durch die Eindellung der Plexusregion in den Ventrikel hinein wird

im Bereich der Cisterna cerebello-medullaris das Bindegewebe gedehnt und nachgezogen. Da aber das äußere Integument nicht folgt, wird das Gewebe so weit gedehnt, daß sich Lücken bilden, die von einzelnen Trabekeln durchzogen werden. So entsteht bei allen 14tägigen Dreherembryonen über der Plexuseinsenkung eine große, dreieckförmige Lücke, die sich aus dieser mechanischen Wirkung erklären läßt und nicht auf die auflockernde Wirkung des Liquors zurückgeht, zumal sie bei den normalen Tieren noch fehlt. Sie ist in der Abb. 7b eingezeichnet. Diese Verhältnisse bestätigen also durchaus die Befunde Weeds, wenn sich auch aus den Bildern der Dreher schließen läßt, daß nicht allein durch den Liquorabfluß aus dem Ventrikel die Subarachnoidalräume ausgebildet werden, sondern daß dabei auch mechanische Kräfte in Form von Zugwirkung mit beteiligt sind, die durch die Gestaltungsbewegungen der Gehirnwände ausgelöst werden. Letztere sind ja nicht nur im Metencephalon wirksam, sondern finden sich auch in den übrigen Gehirnschnitten, vor allem auch dort, wo größere Einfaltungen stattfinden, z. B. auch an der Plica ventralis des Hirnstammes, wo die große ventrale Cisterne des Subarachnoidalraumes entsteht.

Ob die verzögerte Ausbildung der Subarachnoidalräume bei den Drehern auch eine verminderte Resorptionsfähigkeit bedingt, kann nicht gesagt werden, da sich das nicht ohne weiteres aus den morphologischen Befunden ableiten läßt. Nach Weed u. a. wird die Cerebrospinalflüssigkeit aus den Subarachnoidalspalten in die Venensinus resorbiert und geht hier in die Blut- und Lymphzirkulation ein.

Mit der Weiterentwicklung des Drehergehirns nach dem 14. Tage treten dann die ersten Anzeichen der Steigerung des Gehirndrucks in Erscheinung. Sie bestehen in der Dehnung der Region des caudalen Cerebellarwulstes direkt vor dem Ansatz des Plexus. Diese Stelle scheint der am wenigsten Widerstand bietende Punkt zu sein. Die Zellen strecken sich, ihre Kerne werden länglich, und es entsteht das in den Abbildungen wiedergegebene Bild der sekundären Dehnung. Sie ist, wie schon ausführlicher besprochen, undurchlässig für den Liquor, da sie erstens aus anderen Zellen besteht als die Area membranacea inferior und weil sie zweitens von normaler Pia mater überlagert wird, die ja ebenfalls nicht für Cerebrospinalflüssigkeit durchlässig ist. Diese Dehnung wird nicht allein durch den auf sie selbst wirkenden Flüssigkeitsdruck bedingt, sondern sie



wird auch auf die Gestaltungsbewegungen des Mesencephalons und des Kleinhirns zurückgehen. Beide haben die Tendenz zur Aufwölbung nach dorsal. Dadurch entsteht eine Zugwirkung in dieser Richtung, die normalerweise durch die Vergrößerung der Area membranacea inferior ausgeglichen werden kann. Beim Dreher aber ist der Plexus fest mit dem verdickten Ventrikeldach verbunden, so daß die Dehnung nur zwischen ihm und dem Kleinhirn erfolgen kann. Diese Dehnung bewirkt aber gleichzeitig die Trennung von Plexus und Kleinhirn, was auch bei fehlendem Innendruck schon zu Mißbildungen in den caudalen Kleinhirnabschnitten führen würde. Letztere Tatsache betont Clara in seinem Lehrbuch ausdrücklich, wenn er schreibt: „Die richtige Anlage und Differenzierung der Plexus chorioides bilden eine wesentliche Voraussetzung für eine normale Entwicklung des Gehirns. Erfährt die Anlage des Plexus während der frühen Entwicklung einen Stillstand oder durch pathologische Prozesse (Blutungen, Thrombose) eine Schädigung, so kommt es regelmäßig zu schweren Bildungsfehlern im Zentralnervensystem, . . .“ (S. 655). Eine Bestätigung dieser Sätze findet sich besonders in den Gehirnen, bei denen trotz schwachem Hydrocephalus der Plexus vom Kleinhirn getrennt wurde, sehr anomal gestaltet ist und zu den Mißbildungen im Kleinhirn führt (s. Abb. 13b).

Im Zusammenhang mit diesem Hinweis auf die Ausbildung der Anomalie bei weniger schweren Fällen von Hydrocephalus sei noch einmal kurz auf die Ursachen der Variabilität der Anomalien bis zur Geburt eingegangen: Die Zusammenstellung der 14tägigen Gehirne in Abbildung 8 zeigt die starke Variabilität der Plexusbildung und die Verdickung im caudalen Ventrikeldach, wobei letztere ja die Ursache für erstere darstellt. Je nach Stärke der Verdickung und Verlängerung wird die plexusbildende Region verkürzt und der Plexus in seiner quantitativen Ausbildung beeinträchtigt. Damit wird aber auch die funktionelle Potenz beeinflußt und je nach quantitativer Ausbildung eingeschränkt. So ist die Ausbildung eines mehr oder weniger starken Hydrocephalus schon festgelegt. Da stets das Foramen Magendie fehlt, wird der Innendruck abhängig sein von der Menge des produzierten Liquors, diese aber wieder von der mengenmäßigen Entwicklung des Plexusepithels. Bei relativ gut entwickeltem Plexus (bedingt durch weniger starke Verdickung und Verlängerung des caudalen Ventrikelrandes) wird der Plexus mehr Liquor produzieren als bei abortiver Entwicklung seiner Anteile.

Wahrscheinlich ist aber nicht nur die Quantität, sondern auch die Qualität des Liquors verändert, was ebenfalls zu Anomalien führen kann.

Weitere Ursachen für die Variabilität bei den Neugeborenen und schließlich bei den erwachsenen Drehern liegen in verschiedenen Tatsachen begründet. Neben der Auswirkung der unterschiedlichen Plexusdifferenzierung wird es von Bedeutung sein, wann die Steigerung des Innendruckes beginnt, so wie es Bonnevie ja für den „hy-1“ beschreibt. Fällt der Beginn der Liquorproduktion des Plexus in ein früheres Stadium, so werden die Kleinhirnabschnitte, die am meisten von den Mißbildungen betroffen sind, wesentlich stärker beeinflußt werden. Eine Dehnung der Region zwischen Kleinhirn und Plexus z. B. wird schneller erfolgen können, wenn hier der Verschluß des Foramen anterius noch nicht vollständig ist. Weiterhin kann ein langsamerer oder schnellerer Verschluß der Area membranacea superior einmal die Flüssigkeit noch ableiten oder sie stauen, wenn der Verschluß relativ frühzeitig erfolgt. Welche Konsequenzen sich aus diesen Unterschieden in der Entwicklung der Embryonen ableiten lassen, ergibt sich wohl aus den normalen Bedingungen des Liquorabflusses.

Die wichtigste Ursache für die Variabilität scheint mir aber doch die Unterschiedlichkeit in der Plexusausbildung zu sein, während die anderen genannten Faktoren nur modifizierenden Einfluß ausüben werden.

Für die Ausdehnung der Defekte und damit für die endgültige Variabilität der Kleinhirnmißbildungen kommen noch andere Faktoren hinzu: Durch die starke Dehnung vor allem der caudalen Abschnitte des Cerebellarwulstes und die Auflockerung des Gewebes in diesen Bereichen durch gehemmte Proliferation der embryonalen Körnerschicht und der Matrix können sich diese Abschnitte nicht weiterentwickeln. Außerdem fehlt in den meisten Cerebella hier die Matrix bzw. das Ependym, und der unter Druck stehende Liquor kann in das aufgelockerte Gewebe eindringen und zu dessen weiterer Zerstörung beitragen. Je nach Stärke des Liquordruckes wird die Auflockerung des Gewebes — ähnlich wie im meningealen Bindegewebe früherer Stadien — weiter fortschreiten und im Endresultat zu den Cystenbildungen führen, wie sie bei den neugeborenen Gehirnen beschrieben wurden. Von diesen geht dann die endgültige Störung der Entwicklung der Kleinhirnsubstanz aus und führt zu

den Bildern, die bei den erwachsenen Cerebella beschrieben wurden. Weiterhin geht die Dehnung der Cerebellarplatte unausgesetzt weiter und führt zu einer Reduktion der Substanz vor allem in den medianen Vermisabschnitten, wo es dann sogar zur Spaltung der gesamten Kleinhirnmasse in zwei seitliche Anteile kommen kann. Daß durch die starke Dehnung der Lobulation entgegengewirkt wird, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Wie Larsell (1952) nachweist, geht die Lobulation primär von der Rinde aus, während dann erst die Bündelung der Fasern erfolgt und diese den einzelnen Lobuli zugeordnet werden. Da die Rinde in ihrer Entwicklung gehemmt ist, können auch die Lobuli nicht im normalen Ausmaß ausgebildet werden.

Die bevorzugte Dehnung der medianen Partien des Kleinhirns und ihre besonders starke Mißbildung läßt sich wohl dadurch erklären, daß sie einmal von vornherein schwächer entwickelt ist als die seitlichen Kleinhirnanteile und zweitens nicht nur einer direkten Druckwirkung von innen her ausgesetzt ist, sondern auch einer Zugwirkung, die durch das allmähliche Auseinanderweichen der lateralen Kleinhirnanteile bedingt ist.

Zusammenfassend können wir also sagen: Die sehr differenten Bilder bei den erwachsenen Drehergehirnen resultieren sowohl aus der verschiedenen Anlage der Defekte bei den Embryonen als auch aus der nachträglichen Zerstörung durch die Liquorinfiltration, die ihrerseits wieder abhängig ist von der Größe der Eintrittspforte für den Liquor und von dessen Druck.

Zum Abschluß soll noch kurz besprochen werden, warum die hydrocephalen Dreher trotz der zum Teil erheblichen Reduktion des Kleinhirns noch lebensfähig sind und oft relativ alt werden. Mit der Öffnung der seitlichen Aperturen am 17. bis 18. Tage der Embryogenese kann bei dem Dreher mit relativ geringem Hydrocephalus, wo also die Öffnung des Foramen Luschka durch sekundäre Dehnung nicht verhindert ist, der Liquor abfließen und sich ein Gleichgewicht zwischen Produktion und Resorption einstellen. Zu dieser Kategorie gehören auch die Tiere mit sekundärem Durchbruch einer Apertur im Kleinhirn. Bei den Hydrocephali, bei denen sich die seitlichen Aperturen nicht öffnen, kann der Liquordruck nach der Geburt so erheblich steigen, daß die vegetativen Zentren in der Medulla oblongata derartig unter Druck gesetzt werden, daß es zum Tode kommt. Vielleicht kommt es bei den Drehern allmählich

zu einer Kompensation des erhöhten Liquordrucks. Welcher Art diese ist, das kann nur schwer entschieden werden. Eventuell sind die sekundär stark gedehnten Regionen allmählich doch so weit umgewandelt worden, daß sie in gewissem Maße durchlässig für Liquor geworden sind.

Für den Abtransport kämen aber auch die Nervenscheiden in Frage (Key und Retzius, 1875). Gestützt wird diese Annahme durch Befunde am Nervus statoacusticus der Dreher, der stets aufgelockerte Fasern zeigt. Ebenso ist der Kern dieser Nerven im Myelencephalon stets aufgelockert (H. Fischer, 1956). Ein Eindringen des Liquors in die Nerven würde von den Cysten (Abb. 18) aus durchaus möglich sein.

Insgesamt läßt sich aber nicht sagen, auf welchem Wege es zur Kompensation des Liquordrucks im erweiterten und auf dem normalen Wege verschlossenen Ventrikel kommt.

Das Gehirn muß wohl erhebliche regulatorische Fähigkeiten besitzen, sowohl in bezug auf die Druckregulation als auch auf die Kompensation fehlender Teile, wie bei den beschriebenen Cerebellardefekten. In welcher Weise die noch vorhandenen Teile des Cerebellums die Funktion der ausgefallenen übernehmen oder ob andere Teile des Gehirns (Telencephalon) einspringen, ist noch ungeklärt. Bonnevie und Mitarbeiter (1944) nahmen beim Material des „hy-1“ an, daß die Fasern bei Entstehung der Defekte im Kleinhirn noch nicht ihren definitiven Endigungsort erreicht haben und zu den verbliebenen Teilen hinstreben. Einer der Mitarbeiter (Harkmark, 1956) hat jetzt aber durch experimentell gesetzte Läsionen am Kleinhirn des Hühnerembryos gezeigt, daß die Fasern bzw. Neuronen, die nicht ihren definitiven Endigungsort im Kleinhirn vorfinden, nicht zu anderen Teilen in Verbindung treten und daß ihre Kerne im Hirnstamm nachträglich degenerieren. Der Dreherstamm würde zur Klärung dieser Frage ein ausgezeichnetes Material liefern.

Die Diskussion soll nicht abgeschlossen werden, ohne noch einmal zu betonen, daß die Erklärung der Befunde lediglich aus den morphologischen Bildern heraus erfolgte. Ich bin mir vollkommen der Tatsache bewußt, daß physiologische Untersuchungen und experimentelle Eingriffe bei den Hydrocephali neue Ergebnisse zeitigen würden. Diese Arbeit sollte in erster Linie aber eine Be-



schreibung der Anomalien des Dreherstammes während ihrer Ausbildung in der Embryogenese und nach der Geburt bringen.

## VII. Zusammenfassung

Eine schon früher bei erwachsenen Tieren beschriebene Kleinhirnmißbildung infolge Hydrocephalus wurde embryologisch untersucht. Dabei wurden folgende Befunde notiert:

1. Bei 11tägigen Embryonen ist der caudale Abschnitt des Daches des 4. Ventrikels anomal stark verdickt und dadurch die spätere Plexusregion verkürzt. Die Verdickung beruht auf einer gestörten Verwachsung der caudalen Ränder der Rautengrube in den medianen Bezirken. Das Ausmaß der Verdickung variiert relativ stark und bedingt Unterschiede in der Plexusentwicklung.

2. Der Plexus chorioides wird in einer Variationsreihe von fast normal bis stark abortiv ausgebildet, was eine unterschiedlich hohe Flüssigkeitsproduktion zur Folge hat und die variierende Stärke des späteren Hydrocephalus erklärt.

3. Das Foramen anterius wird normal verschlossen. Infolge der Verdickung des caudalen Rautenhirndaches bleibt aber die Bildung des Foramen Magendie aus. Dadurch ist ab 14. Tag der Embryogenese der Ventrikel verschlossen, und der Innendruck des Liquors steigt in Abhängigkeit von der Plexusgröße an.

4. Die Ausbildung des Hydrocephalus führt zu einer gestörten Entwicklung des Kleinhirns besonders in dessen caudalen Abschnitten. Hier kommt es zu einer mehr oder weniger starken sekundären Dehnung, die den Plexus vom Kleinhirn trennt. Er bleibt fest mit dem verdickten Ventrikeldach verbunden.

5. Durch Dehnung und Abflachung der Kleinhirnanlage werden die neuralen Bildungsschichten gehemmt, und es kommt zu aufgelockerten Gewebsbezirken, die der Ependymbekleidung an der Grenzfläche des Ventrikels entbehren. Von diesen Stellen und vom caudalen Ende des Kleinhirns aus dringt der unter Druck stehende Liquor in das Gewebe ein und führt zur Bildung von Cysten, von denen aus die Zerstörung des Kleinhirns nach der Geburt weiter fortschreitet.

6. In schweren Fällen von Hydrocephalus sind auch die seitlichen Aperturen des 4. Ventrikels (Foramina Luschkae) sekundär verändert und undurchlässig für Liquor.

Die Befunde werden mit ähnlich gelagerten Fällen der Literatur verglichen und im Zusammenhang mit diesen diskutiert. Angaben Bonnevies über den „hy-1“ werden kritisiert.

Ungeklärt bleibt die Frage nach der phänokritischen Phase der Dreherembryogenese.

Kern- und Faserdegenerationen wurden nicht berücksichtigt.

### VIII. Schrifttum

Anton: 1888, Anatomie des Hydrocephalus und des Gehirndrucks. Wien. med. Jahrb. — Bierwolf, D.: Kleinhirnmißbildungen durch hereditären Hydrocephalus bei der Hausmaus. Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, Jahrg. V, 6 (1956) 1237–1282. (Als Manuskript gedruckt.) — Blackfan, K. D., und W. E. Dandy, Hydrocephalus internus. Beitr. Klin. Chir., Bd. 93 (1914). — Bolk, L.: Das Cerebellum der Säugetiere. Harlem und Jena. 1906. — Bonnevie, K.: Vererbbarer Cerebrospinaldefekt (?) bei Mäusen mit sek. Augen- und Fußanomalien, nebst Turmschädelanlage. Avh. N. Vidsk. Akad. Oslo, Kl. I, No. 13 (1931). — Bonnevie, K.: Embryological Analysis of Gene Manifestation in Little and Bagg's Abnormal Mouse Tribe. J. of Exper. Zool. 67 (1934). — Bonnevie, K.: Vererbare Mißbildungen und Bewegungsstörungen auf embryonale Gehirn-anomalien zurückführbar. Erbarzt, Nr. 10 (1935). — Bonnevie, K.: Vererbare Gehirn-anomalien bei kurzschwänzigen Tanzmäusen. Acta path. scand. Suppl. 26 (1935). — Bonnevie, K.: Abortive Differentiation of the Ear Vesicles following a hereditary Brain-Anomaly in the „Short-tailed Waltzing Mice“. Genetica, 18 (1936). — Bonnevie, K.: Pseudencephalie als spontane recessive (?) Mutation bei der Hausmaus. Skr. N. Vidsk. Akad., Oslo, Kl. I, Nr. 9 (1936). — Bonnevie, K.: Tatsachen der genetischen Entwicklungsphysiologie. Handbuch der Erbpathologie des Menschen, Bd. I (1940) 73–180. — Bonnevie, K.: Hereditary Hydrocephalus in the House Mouse. I. Manifestation of the hy-Mutation after Birth and in Embryos 12 Days old and more. Skrifter utgitt av det Norske Videnskaps Akademi i Oslo, I. Math.-Nat. Kl. (1943). — Bonnevie, K., A., Brodal, W. Harkmark: Hereditary Hydrocephalus in the House Mouse. II. The Anomalies of the Cerebellum. Ebenda, 1944. — Bonnevie, K.: Hereditary Hydrocephalus in the House Mouse. III. Manifestation of the hy-Mutation before the 12 Day of Embryonic Development. Ebenda, 1944. — Bonnevie, K., A. Brodal, Hereditary Hydrocephalus in the House Mouse. Ebenda, 1946. — Chesley, P., und F. H. Clark,: Anatomical Basis of the Hereditary Hydrocephalus in the House Mouse. Anatomical Record 58 (1934). — Chiari: Veränderungen des Kleinhirns, des Pons, der Medulla oblongata nach congenitalem Hydrocephalus. Wien. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch., Bd. LXIII, 1895; oder: Deutsche Med. Wschr., Nr. 42 (1891). — Clara, M.: Das Nervensystem des Menschen. 2. Aufl. Leipzig, 1953. — Clark, F. H.: Hydrocephalus, a Hereditary Character in the House Mouse. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 18 (1932). — Clark, F. H.: Anatomical Basis of Hereditary

Hydrocephalus in the Mouse House. *Anat. Rec.* **58** (1934). — Clark, F. H.: Two Hereditary Types of Hydrocephalus in the House Mouse. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **21** (1953). — Clark, F. H.: Linkage Relations of Hydrocephalus (hy) in the House Mouse. *Proc. Nat. Sci. USA*, **22** (1936). — Fischer, H.: Morphologische und mikroskopisch-anatomische Untersuchungen am Innenohr eines Stammes spontanmutierter Hausmäuse (Dreher). *Zschr. f. mikroskop.-anatom. Forschung*, Bd. **62**, Heft 3 (1956). Fischer, H.: *Zschr. f. mikroskop.-anatom. Forschung*, Bd. **64**, (1958). — Frauchiger, E. und Frankhauser, R.: Arnold-Chiari-Hirnmißbildung mit Spina bifida und Hydrocephalus beim Kalb. *Schweizer Arch. f. Nervenheilkde.*, Bd. **94**, Heft 3 (1952). — Grüneberg, H.: Congenital Hydrocephalus in the Mouse, a Case of Spurious Pleiotropism. *Journ. of Genetics*, Vol. 45, Nr. 1 (1943). — Grüneberg, H.: The Development of Some External Features in Mouse Embryos. *J. Hered.* XXXIV, 3 (1943). — Grüneberg, H.: *The Genetics of the Mouse*. Cambridge. 1952. — Harkmark, W.: The influence of the Cerebellum on the Development and Maintenance of the inferior Olive and the Pons. *J. of Exp. Zool.* **131** (1956) 333–371. — Haecker, V.: Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik), Fischer, Jena, 1918. — Herriek, C.: Origin and Evolution of the Cerebellum. *Arch. of Neurol.* **11** (1924) 621–652. — Hertwig, Paula: Die Geneseder Hirn- und Gehörorganmißbildungen bei röntgenmutierten Kreislermäusen. *Zeitschr. menschl. Vererb.- u. Konstit.-Lehre*, **28** (1944) 327–354. — Hertwig, Paula: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Bewegungsstörungen bei Mäusen. Sonderdr. aus: *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 49. Versamml. in Heidelberg v. 16. bis 19. April 1951* (1951) 97–107. — Houck, J. W.: Hydrocephalus in Lower Animals *Anat. Rec.* **45** (1930) 83–105. — Ingvar, S.: Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns. *Fol. Neurobiol.* **11** (1918) 205–495. — Kaman, J., und Kubicek, M.: Beitrag zur Anatomie des Kleinhirns der Ratte und der Maus. *Acta universitatis agriculturae et silviculturae*, Brno, IV (1956) 220. — Kappers, J. A.: New Evidence of the Absorptive Function of the Choroid Plexus and Analogies between Plexus Epithelium and Tubular Epithelium. *Atti I. Congr. internaz. Istop. Sistema norw.*, **3** (1956). — Kehrer, E. H.: *Der Hydrocephalus internus und externus. Seine klinische Diagnose und Therapie*. Basel-New York. 1955. — Keegan, I. I.: A comparative Study of the Roof of the Fourth Ventricle. *Anat. Rec.* **11** (1917) 379. — Larsell, O.: Morphogenesis and Evolution of the Cerebellum. *Arch. Neur. and Psych.* **31** (1934) 373–395. — Larsell, O.: The Morphogenesis and Adult Pattern of the Lobules and Fissures of the Cerebellum of the White Rat. *Journ. of Comp. Neurol.* **97** (1952). — Larsell, O.: The Development of the Cerebellum of the Pig *Anat. Rec.* **118** (1954). — Marburg, O.: Das Kleinhirn beim angeborenen Hydrocephalus. *Arb. d. Neurol. Inst. Wien. Univ.* **21** (1914) 213–256. — Rauber-Kopsch: *Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen*, Bd. III. Leipzig 1951. — Schwalbe, E.: *Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere*. III. Teil: *Die Mißbildungen des Nervensystems*. 1909. — Schmid, H.: *Anatomischer Bau und Entwicklung der Plexus choroidei in der Wirbeltierreihe und beim Menschen*. *Z. mikroskop.-anatom. Forschg.* **11** (1929) 413. — Sierts-Roth, U., und D. S. Falconer, : Dreher, ein neues

Gen der Tanzmausgruppe bei der Hausmaus. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.-Lehre, Bd. 84 (1951) 71–73. — Singer, L.: Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie des Zentralnervensystems. Abschn. III: Störungen des Hohlraumsystems. Ergebn. d. Biol. VIII, 59 (1931). — Stöhr, v. Möllendorf, Goerttler: Lehrbuch der Histologie. Jena, 27. Aufl. 1955. — Weed, L. H.: The Development of the Cerebrospinal Spaces in Pig and in Man. Contr. to Embryol. 14 (1917). — Weed, L. H.: An anatomical Consideration of the Cerebrospinal Fluid. Anat. Rec. 12 (1917). — Weed, L. H.: The Cerebrospinal Fluid. Physiol. Review, Vol. II. 1922. — Weed, L. H.: The Absorption of the Cerebrospinal Fluid into the Venous System. Amer. J. Anat., Vol. 31 (1923). — Wilson, J. T.: On the Nature and Mode of Origin of the Foramen of Magendie. Journ. of Anatomy, Vol. LXXI, Part IV 1937. — Zimmermann, K.: Erbliche Hirnanomalien bei der Hausmaus. Erbarzt, 2 (1935). — Zimmermann, K.: Eine neue Mutation der Hausmaus: „Hydrocephalus“. Zschr. f. Abstammungslehre, 64 (1933).

Dr. Dieter Bierwolf,  
Institut für Medizin und Biologie  
Abt. für Biologische Krebsforschung,  
Berlin-Buch, Lindenberger Weg 70



## Über die Erscheinungen des Umbildungsprozesses der Finger- und Zehenstrecker beim Menschen<sup>1</sup>

Von

**D. Kadanoff**

Mit 22 Abbildungen

(Eingegangen am 10. Oktober 1957)

### I. Problemstellung

Nach der Aufdeckung und Beschreibung der zahlreichen Muskelvarietäten wurde die Frage nach den Ursachen und Vorgängen ihrer Bildung gestellt. Die Varietäten beim Menschen, die als normale Muskeln der niederen Säugetiere vorhanden sind, hat man als atavistische bezeichnet, denn sie stellen einen Rückschlag zu phylogenetisch älteren Formen dar. Den Atavismen werden die übrigen Muskelvarietäten gegenübergestellt, die als besondere individuelle Erscheinungen gelten und auf den Einfluß von Faktoren auf das Individuum sowohl während seiner Entwicklung als Keim und Frucht, als auch, in geringerem Ausmaße, nach dessen Geburt zurückzuführen sind. So z. B. erklärt man sich die Nichtvereinigung von Myotomteilen zu der Gesamtanlage eines Muskels, wie es sonst das Normale wäre, oder die Verschmelzung von Anlagen, die in der Regel einzelne selbständige Muskeln bilden, mit Störungen während der Keimentwicklungsperiode, deren konkrete Ursachen bisher nicht mit Sicherheit ermittelt werden konnten. Es wird angenommen, daß mechanische und chemische Faktoren das Muskelwachstum und die Muskelbildung beeinflussen. Die veränderte Blutversorgung von bestimmten Teilen des Keims infolge nicht normalen Blutzuflusses kann zur Verwirklichung der Varietäten beitragen. Manche eigenen Feststellungen über die Ausbildung und das Fehlen des M. palmaris

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

longus sprechen zugunsten der Auffassung, daß für das Auftreten von Muskelvarietäten auch die Vererbung eine Rolle spiele, wenn eingehende und systematische Untersuchungen nach dieser Richtung nicht vorhanden sind. Derartige Untersuchungen sind auch nicht durchführbar, denn es dürfte wohl kaum möglich sein, daß Eltern und Kinder auf den Sektionstisch gelangen, damit das evtl. Vorhandensein ein und derselben Varietät bei zwei Generationen nachgewiesen werden könnte. Die Auffassung, daß Muskelvarietäten vererbbar sind, wird mittelbar aber durch die Ergebnisse der Untersuchungen über andere Merkmale, wie z. B. Körpergröße, Gliedmaßenlänge, bekräftigt (Galton, Pearson u. a.). Es ist deshalb berechtigt anzunehmen, daß die Varianten und Varietäten der Muskeln bei den verschiedenen Individuen keine Zufallserscheinungen, sondern Teilerscheinungen der Entwicklungs- und Umbildungsprozesse der Muskulatur bei der Art Mensch sind. Der Verlauf dieser Prozesse wird wohl durch die von der vorhergehenden Generation ererbten Anlagen als auch durch die eigene Tätigkeit und die Einflüsse der Umwelt während des ganzen Lebens des Individuums bestimmt. Infolge der Verschiedenheit der Faktoren, die den Prozeßverlauf bei den einzelnen Individuen bestimmen, erreicht der Muskelbildungsprozeß bei jedem Individuum auch eine verschiedene Phase, die in den entsprechenden Varianten und Varietäten in Erscheinung tritt. Wenn bei einer größeren Anzahl untersuchter Individuen festgestellt wird, daß die angetroffenen Varianten oder Varietäten eines Muskels oder einer Muskelgruppe eine natürliche ununterbrochene Kette von aufeinanderfolgenden Übergangsformen zusammensetzen, so weist dieser Umstand den Verlauf und die Richtung des Entwicklungsprozesses des entsprechenden Muskels oder der Muskelgruppe auf.

Von diesen, auf umfangreichen eigenen Beobachtungen gestützten Grundsätzen ausgehend, habe ich, unter der Mitarbeit von Herrn Dr. L. Karagósov, systematische Untersuchungen der dorsalen Unterarm-, Handrücken- und Fußrückenmuskulatur durchgeführt, wobei die Finger- und Zehenstrecker und Mm. interossei dorsales einem besonders gründlichen Studium unterzogen wurden.

Das eigene Untersuchungsmaterial umfaßt 300 obere und 159 untere Gliedmaßen, bei denen sowohl verschiedene Formen unzähliger Finger- und Zehenstrecker als auch zusätzliche Bäuche der Mm. interossei dorsales festgestellt wurden. Die Fachliteratur zählt nur einige Arbeiten (Wood, Macalister, Gruber, Le Double,

Bruni) über diese Muskeln, doch gründen sie sich meistens auf einem kleineren Material. Wenn sie auch viele Angaben über die Häufigkeit, Ursprung und Ansatz der überzähligen Muskeln enthalten, nutzen sie die Untersuchungsergebnisse zu einer eingehenden Analyse und Aufklärung der Grundprobleme der Entstehung der Varietäten nicht genügend aus. Außer den Arbeiten der erwähnten Autoren existieren mehrere kurze Mitteilungen einzelner Befunde.

## II. Fingerstrecker und *Mm. interossei dorsales* der Hand

Die im eigenen Untersuchungsmaterial vorgefundenen überzähligen Fingerstrecker können in zwei Hauptgruppen eingeteilt werden, nämlich in *Mm. extensores proprii accessorii* und *Mm. extensores breves* (Abb. 1—6). Die Muskeln der ersten Gruppe entspringen in der distalen Hälfte oder im distalen Drittel des Unterarmes, wo sich ihr Muskelkörper befindet. Die aus diesem hervorgehende Sehne geht zum Handrücken (Abb. 1—3). Die zur zweiten Gruppe gehörenden kurzen, überzähligen Fingerstrecker entspringen von dem distalen Endstück des Radius sowie den Handwurzelknochen und deren Bändern.

Je nach den Fingern, an denen sich die Muskeln ansetzen, lassen sich folgende 2 Formen überzähliger eigener Fingerstrecker, d. h. Muskeln der ersten Gruppe, feststellen: 1. Eigener Strecker des 3. Fingers (*M. extensor digiti III proprius*) und 2. überzähliger eigener Strecker des Zeigefingers mit Sehnenabzweigung zum Daumen (*M. extensor indicis proprius acc. cum ramo tendinis pro pollice*). Außer diesen gut entwickelten Varietäten kommt manchmal auch zusammen mit ihnen eine Spaltung des ganzen Muskelkörpers oder nur der Sehne des eigenen Zeigefingerstreckers vor. Als Hauptformen der kurzen Fingerstrecker erscheinen *M. extensor digiti III brevis* und *M. extensor indicis brevis*.

Bei 46 Gliedmaßen (= 15,3% der Fälle) wurde ein überzähliger eigener Fingerstrecker gefunden. Bei 41 von ihnen (13,6% der Fälle) handelte es sich um einen *M. extensor digiti III proprius* (s. Abb. 1 und 2). In 6 dieser Fälle besteht die Varietät zusammen mit der Spaltung des *M. extensor indicis proprius*, und in zwei anderen Fällen geht von seiner sich verbreiternden Endsehne eine Abzweigung zum 2. Finger ab (s. Abb. 1 und 2).

Entsprechend seiner Ausbildung weist der überzählige eigene Strecker des 3. Fingers Unterschiede in bezug auf seinen am Unterarm gelegenen Ursprung auf. Er entspringt nämlich an folgenden

Stellen: 1. an der dorsalen Fläche der Ulna und dem dorsoulnaren tiefen inneren Streifen (intermuskulären Septum) der Fascia antebrachii, der an der Elle angesetzt ist (23 Fälle); 2. nur an der dorsalen Fläche der Elle (4 Fälle); 3. nur am dorsoulnaren inneren Streifen der Fascia antebrachii (5 Fälle); 4. an der Elle und der Membrana interossea (1 Fall); 5. an der Membrana interossea und dem dorsoulnaren inneren Streifen der Fascia antebrachii (2 Fälle) und 6. an allen drei oben erwähnten Stellen (5 Fälle). In diesen letzten 5 Fällen ist der Muskelbauch der Varietät stark entwickelt und erreicht fast die Größe des *M. extensor indicis proprius*. In den

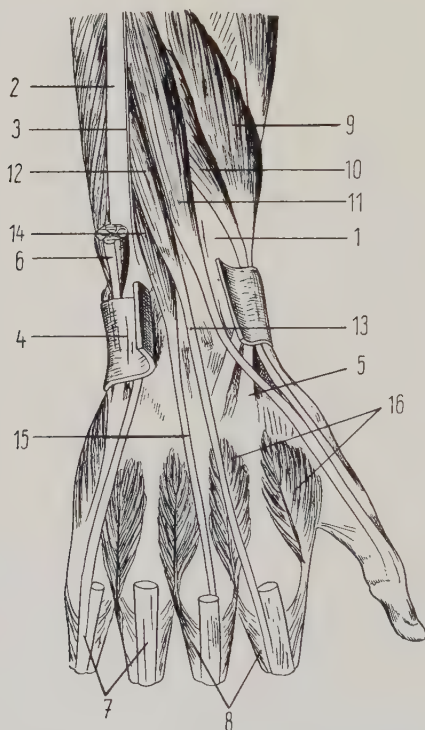


Abb. 1. *M. extensor digiti III proprius*. Distales Viertel der dorsalen Seite des rechten Unterarmes und Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen.

*M. extensor digitorum comm.* bis auf seine Sehnen auf den Fingern und der Muskelbauch des *M. extensor digiti V proprius* sind entfernt. Das III. und das IV. Fach des Lig. carpi dorsale sind geöffnet. 1) Radius, 2) Ulna, 3) dorsoulnarer tiefer Streifen der Fascia antebrachii, 4) Lig. carpi dorsale. 5) Sehne des *M. extensor carpi radialis longus*, 6) *M. extensor carpi ulnaris*, 7) Sehnen des *M. extensor digitorum comm.*, 8) Dorsalaponeurosen der Finger, 9) *M. abductor pollicis longus*, 10) *M. extensor pollicis brevis*, 11) *M. extensor pollicis longus*, 12) Muskelbauch und 13) Sehne des *M. extensor indicis proprius*, 14) Muskelbauch und 15) Sehne des *M. extensor digiti III proprius*, 16) *Mm. interossei dorsales*



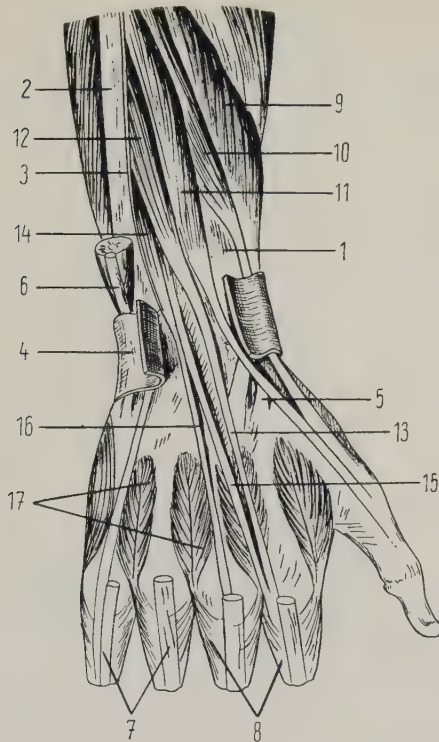


Abb. 2. M. extensor digiti III proprius und Aufspaltung des M. extensor indicis proprius. Distales Viertel der dorsalen Seite des rechten Unterarmes und Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen

Die Anfertigung des Präparates ist die gleiche wie für die Abb. 1. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 13 siehe die Abb. 1; 14) Muskelbauch und 16) Sehne des M. extensor digiti III proprius; 15) Sehne des abgespaltenen und mit dem Bauch des M. extensor digiti III proprius verwachsenen Teiles des M. extensor indicis proprius; 17) Mm. interossei dorsales

übrigen Fällen ist er zwar von verschiedener Stärke, doch immerhin dünner und kleiner als der Bauch des eigenen Streckers des Zeigefingers (s. Abb. 1 und 2).

Der Bauch des eigenen Streckers des 3. Fingers ist spindelförmig, ulnarwärts vom M. extensor indicis proprius gelegen und häufig mehr oder weniger mit ihm verwachsen. Er reicht in allen Fällen fast bis zum Anfang des IV. Faches des Lig. carpi dorsale, wo aus ihm die Endsehne hervorgeht, die zusammen mit der des M. extensor indicis proprius und den des M. extensor digitorum comm. durch das Fach hindurchtritt. Die Sehne ist meist schmal und dünn und verläuft auf dem Handrücken unter der Sehne des gemeinsamen

Strecker für den 3. Finger. Die Endsehne des überzähligen Muskels setzt an folgenden Stellen an: 1. an der Ulnarseite der Sehne des gemeinsamen Streckers des 3. Fingers in der Nähe des Art. metacarpophalangeus (23 Fälle; s. Abb. 1 und 2); 2. an der ulnaren Hälfte der Dorsalaponeurose des 3. Fingers (8 Fälle); 3. an der Dorsalaponeurose und an der Sehne des gemeinsamen Streckers (4 Fälle); 4. an der Gelenkkapsel des Art. metacarpophalangeus (2 Fälle); 5. an der Dorsalaponeurose und an der Gelenkkapsel (2 Fälle); 6. an der Sehne des gemeinsamen Streckers und der Basis der proximalen Phalanx des 3. Fingers (2 Fälle).

In 8 Fällen konnte mit Sicherheit die Innervation des Muskels festgestellt werden. Der Zweig des Ramus profundus n. radialis für den M. extensor indicis proprius gibt ein Ästchen ab, das durch den Muskel hindurchtritt und in den Muskelbauch des eigenen Streckers des 3. Fingers gelangt.

Die dargelegten Beobachtungen bestätigen nicht die Behauptung Macalisters, nach welcher der M. extensor digiti III proprius nur einen Teil des eigenen Zeigefingerstreckers darstelle und meistens als zusätzliche Sehne dieses Muskels erscheine. Hinsichtlich der Häufigkeit des Vorkommens der Varietät muß hervorgehoben werden, daß der durch die eigenen Untersuchungen ermittelte Prozentsatz höher als die bisher festgestellten Prozente ist (Wood 10,8%; Le Double bei 15 von 164 Gliedmaßen, d. h. 9%).

In 5 der untersuchten 300 Präparate (= ca. 1,7%) wurde ein anderer überzähliger Streckmuskel (M. extensor indicis proprius acc. cum ramo tendinis pro pollice) gefunden, der zwischen dem M. extensor indicis proprius und dem M. extensor pollicis longus (s. Abb. 3) gelegen ist. Aus seinem Bauch geht eine Sehne hervor, die sich auf dem Handrücken in zwei Äste teilt — einen für den Zeigefinger und einen für den Daumen. In allen Fällen entspringt der Muskel an der dorsalen Fläche der Ulna. Außerdem erhält er in 2 Fällen Ursprünge von dem tiefen Streifen der Fascia antebrachii (Abb. 3) und in anderen 2 Fällen, bei denen er mehr distal gelegen ist, von der Membrana interossea. In 4 Fällen war der Muskelbauch der Varietät teilweise mit dem des M. extensor indicis proprius verwachsen und sondert sich von ihm erst distal ab, während er in einem Fall sowohl vom M. extensor indicis proprius als auch vom M. extensor pollicis longus völlig getrennt war. Etwas proximal vom Lig. carpi dorsale geht aus dem Muskelbauch eine runde Sehne hervor, die durch das IV. Fach dieses Bandes zum Dorsum manus

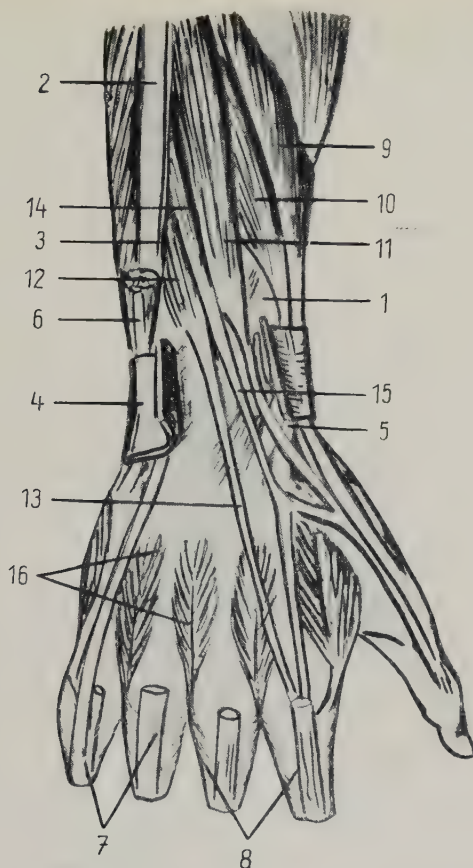


Abb. 3. *M. extensor indicis proprius accessorius cum ramo tendinis pro pollice*. Distales Viertel der dorsalen Seite des rechten Unterarmes und Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen. Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 1 angefertigt. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 13 siehe Abb. 1; 14) Muskelbauch und 15) Sehne des *M. extensor indicis proprius acc. cum ramo tendinis pro pollice*; 16) *Mm. interossei dorsales*

verläuft. Am 2. Mittelhandknochen teilt sich die Sehne fast rechtwinkelig in zwei Stränge von verschiedener Stärke. Der radiale Strang geht zum Daumen und verwächst in allen Fällen mit der Sehne des *M. extensor pollicis longus* in der Gegend der Basis der proximalen Phalanx des Daumens. Der andere Strang verläuft radial von den Sehnen des gemeinsamen und des eigenen Streckers für den Zeigefinger. In zwei Fällen setzt dieser Sehnenstrang an der Sehne des *M. extensor digitorum communis* für den 2. Finger und in je einem Fall an der Sehne des *M. extensor indicis proprius*, der

Dorsalaponeurose des 2. Fingers und an der Gelenkkapsel des Art. metacarpophalangeus desselben Fingers an.

Die überzählige Varietät ist von Wood beschrieben und von Gruber eingehend untersucht worden, der sie in 5% der untersuchten Präparate vorgefunden hat. Außer diesen Autoren haben auch Macalister, Reid und Taylor, Testut und Le Double über Fälle mit der Varietät berichtet.

Die dargebrachten Angaben zeigen, daß die überzähligen eigenen Fingerstrecker — *M. extensor digiti III proprius* und *M. extensor indicis proprius acc. cum ramo tendinis pro pollice* — nicht nur in nahen nachbarlichen Beziehungen zum normalen *M. extensor indicis proprius* stehen, sondern auch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ihr Muskelbauch in verschiedenem Maße mit dem dieses Muskels verwachsen ist. Die Endsehnen der Varietäten treten zum Handrücken durch dasselbe IV. Fach des Lig. carpi dorsale durch, das auch von den Sehnen des gemeinsamen Fingerstreckers und des eigenen Zeigefingerstreckers dazu benutzt wird. Der Muskelbauch des eigenen Streckers des 3. Fingers liegt an der Ulnarseite des *M. extensor indicis proprius*, während dieser des *M. extensor indicis proprius acc. cum ramo tendinis pro pollice* sich an der radialen Seite desselben Muskels befindet. Die überzähligen Strecker werden neben den normalen Streckmuskeln des Unterarmes und den bei ihnen bestehenden Variationen (Spaltung der Muskelbäuche und der Sehnen) angetroffen. In keinem einzigen Fall konnte festgestellt werden, daß das Vorliegen einer der erwähnten überzähligen Varietäten mit dem Fehlen eines der normalen Strecker verbunden ist.

Unter den untersuchten 300 oberen Gliedmaßen wurde in 10 Fällen (3,3%), bei welchen kein *M. extensor proprius acc.* vorhanden war, ein kurzer Fingerstrecker (*M. extensor digitorum brevis manusmanieux*) gefunden (s. Abb. 4—6). Dieser entspringt weiter distal als die oben beschriebenen überzähligen eigenen Strecker, nämlich vom distalen Ende des Radius, von den ossa carpi und den Bändern an der Dorsalseite der Handwurzel und seltener von den Basen der mittleren ossa metacarpi. Sein Muskelbauch befindet sich unter den Sehnen der *Mm. extensor digitorum communis et extensor indicis proprius*. In 7 Fällen (— 2,3%) geht die Endsehne des Muskels zum 3. Finger und in 2 Fällen (0,7%) zum 2. Finger. In einem Fall (0,3%) verbreitet sich die Sehne der Varietät und spaltet sich in drei Endstreifen, die an drei Fingern ansetzen, nämlich am 2., 3. und 4. Finger (s. Abb. 4—6).



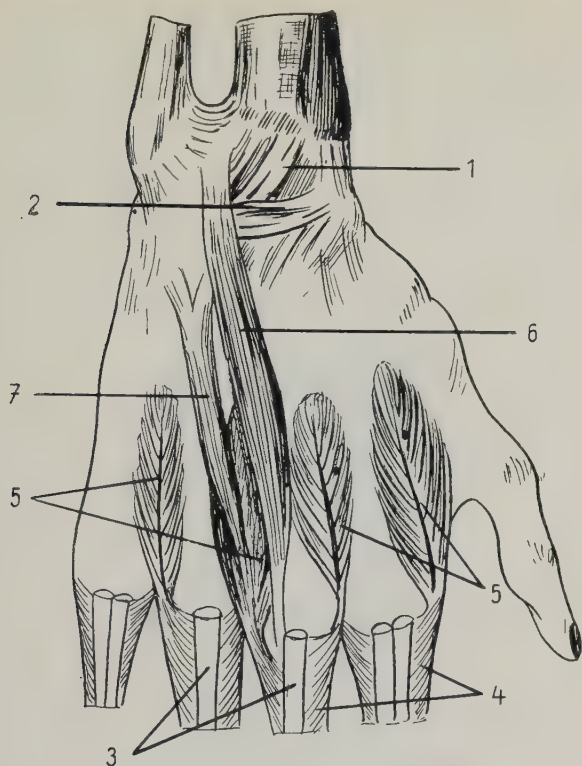


Abb. 4. M. extensor digiti III brevis und ein zusätzlicher Bauch vom I. Typus zum M. interosseus dorsalis III auf dem Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen.

Die Muskeln auf der dorsalen Seite des Unterarmes und ihre Sehnen auf dem Handrücken mit Ausnahme der Sehnen des M. extensor digitorum comm. auf den Fingern sind entfernt. Die Dorsalaponeurosen der Finger sind erhalten

- 1) Lig. radiocarpicum dorsale, 2) Lig. arcuatum carpi dorsale, 3) Sehnen des M. extensor digitorum comm., 4) Dorsalaponeurosen der Finger, 5) Mm. interossei dorsales, 6) M. extensor digiti III brevis, 7) zusätzlicher Bauch vom I. Typus zum M. interosseus dorsalis III

Der kurze einsinnige Strecker des 3. Fingers (M. extensor digiti III brevis), beginnt in 6 Fällen am Boden des IV. Faches des Lig. carpi dorsale, in verschiedenem Niveau dieses Faches, und zwar mittels eines schmalen Anfangssehnenstreifens (s. Abb. 4). In den 4 Präparaten heftet sich dieser Streifen proximal an, nämlich an der als Boden des Faches dienenden Furche auf der dorsalen Seite des distalen Endes der Speiche. In den anderen zwei Fällen entspringt der Muskel vom distalen Teil des Bodens desselben Faches, und zwar von der dorsalen Fläche des Os lunatum und Os capitatum. Der Bauch der Varietät ist flach, bandförmig und geht in verschiedener

Höhe des 3. Mittelhandknochens in eine dünne, schmale Sehne über, die in 4 Fällen mit der Sehne des gemeinsamen Streckers für den 3. Finger (an deren Radialseite) verwächst und in 2 Fällen an der Ulnarseite der Dorsalaponeurose desselben Fingers ansetzt.

Im 7. Fall beginnt der kurze Strecker des 3. Fingers mit kurzen Sehnenfasern an den Basen der Ossa metacarpi III et IV. Sein schmaler Muskelbauch liegt im 3. Mittelhandknochenzwischenraum,

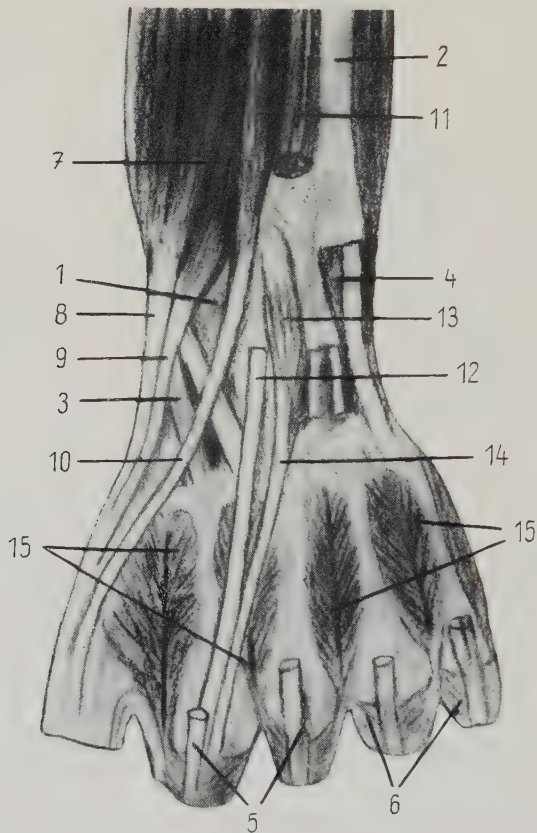


Abb. 5. M. extensor indicis brevis. Distaler Teil der dorsalen Seite des linken Unterarmes und Rücken der linken Hand eines erwachsenen Menschen

M. extensor digitorum comm. und M. extensor digiti V proprius mit ihren Sehnen bis auf den Fingern sind entfernt. Das Lig. carpi dorsale ist vollständig beseitigt

- 1) Radius, 2) Ulna, 3) Sehne des M. extensor carpi radialis longus, 4) M. extensor carpi ulnaris, 5) Sehnen des M. extensor digitorum comm., 6) Dorsalaponeurosen der Finger, 7) Muskelbauch und 8) Sehne des M. abductor pollicis longus, 9) Sehne des M. extensor pollicis brevis, 10) Sehne des M. extensor pollicis longus, 11) durchgeschnittener Muskelbauch und 12) Sehne des M. extensor indicis proprius, 13) Muskelbauch und 14) Sehne des M. extensor indicis brevis, 15) Mm. interossei dorsales

ist flach und von nicht ganz deutlichem doppelgefiedertem Bau. In der Nähe des Köpfchens des 3. Mittelhandknochens geht der Muskelbauch in einen Sehnenstreifen über, der mit der Gelenkkapsel des Art. metacarpophalangicus des 3. Fingers verwächst. Vorher sondert sich von diesem Sehnenstreifen ein kleines Bündel ab, das sich an der Sehne des gemeinsamen Streckers des 3. Fingers anheftet.

In zwei Fällen mit einem *M. extensor digitorum brevis manus* für den 3. Finger wurde mit Sicherheit festgestellt, daß zu dem Muskel eine Abzweigung des *N. interosseus antebrachii dorsalis* geht, der ebenfalls durch das IV. Fach des *Lig. carpi dorsale* verläuft (s. Abb. 12).

Ein kurzer einsehniger Strecker für den 2. Finger (*M. extensor indicis brevis*) wurde bei zwei Gliedmaßen aufgedeckt. Der Muskel beginnt mittels eines dünnen Sehnenstreifens von der Furche des distalen Radiusendes, die dem IV. Fach des *Lig. carpi dorsale* als Boden dient. Der Muskelbauch ist schmal, flach und erstreckt sich bis zur Basis des *Os metacarpi II*; etwas distalwärts davon geht er in eine schmale, runde Sehne über, die mit der des *M. extensor indicis proprius* verwächst.

Ein kurzer dreisehniger Fingerstrecker wurde in einem Präparat angetroffen (s. Abb. 6). Dieser Muskel beginnt mit einer etwa 1 cm langen Sehne von der Furche der *Facies dorsalis radii*, die dem IV. Fach des *Lig. carpi dorsale* zum Boden dient, und von dem *Lig. radiocarpicum dorsale* sowie fleischig von der Sehne des *M. extensor indicis proprius*, während diese durch dasselbe Fach hindurchtritt. Der Körper der Muskelvarietät ist dünn, breit und bandförmig. Etwas proximal vom Köpfchen des 3. Mittelhandknochens geht er in eine dünne, aber verhältnismäßig breite Sehnenplatte über, die sich in drei Streifen spaltet, deren mittlerer an der Dorsalseite der Gelenkkapsel des 3. Mittelhandknochenphalangealgelenks und den dreieckigen proximalen Ausläufern der Dorsalaponeurose des 3. Fingers ansetzt. Der Radialstreifen heftet sich an dem ulnaren, dreieckigen proximalen Ausläufer der Dorsalaponeurose des Zeigefingers und der ulnare Streifen an dem radialen Ausläufer der Dorsalaponeurose des 4. Fingers an (s. Abb. 6).

Mitteilungen über kurze Fingerstrecker mit 4, 3, 2 und 1 Endsehne sind in der Literatur vorhanden. Nach Testut kommt der Muskel in allen Formen in 3% der Fälle vor. Nur einmal wurde ein *M. extensor digitorum brevis manus* mit 4 Endsehnen gefunden, die zu allen 4 ulnaren Fingern hingehen (Bourgougnon). Es sind

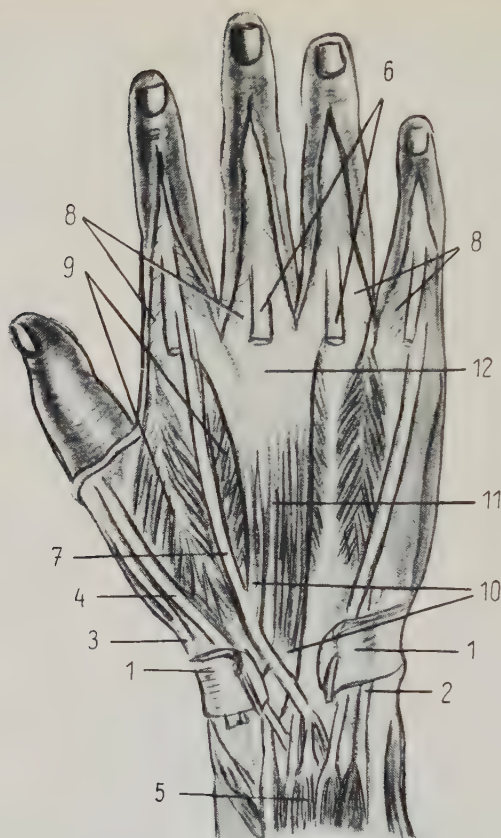


Abb. 6. *M. extensor digitorum brevis* manus mit Sehnen für den 2., 3. und 4. Finger auf dem Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen

Das IV. Fach des *Lig. carpi dorsale* ist geöffnet. Teile der Sehnen des *M. extensor digitorum comm.* sind abgeschnitten. Die Dorsalaponeurosen der Finger sind erhalten. Die Sehne des *M. extensor indicis proprius* ist radialwärts abgedrängt

1) *Lig. carpi dorsale*, 2) *M. extensor carpi ulnaris*, 3) *M. extensor pollicis brevis*, 4) *M. extensor pollicis longus*, 5) *M. extensor digitorum comm.*, 6) Sehnen des *M. extensor digitorum comm.*, 7) *M. extensor indicis proprius*, 8) Dorsalaponeurosen der Finger, 9) *Mm. interossei dorsales*, 10) Ursprünge, 11) Muskelbauch und 12) Endsehnenplatte des *M. extensor digitorum brevis*, die sich in 3 Zipfel aufteilt

ungefähr 10 Fälle von Manieux mit 3 Endsehnen bekannt (Richard, Wood, Macalister, Le Double, Fontes, Anatomisches Institut Sofia). Die Sehnen des Muskels gehen gewöhnlich zum 2., 3. und 4. Finger. Ungefähr 15mal wurde ein *M. extensor digitorum brevis* manus mit zwei Endsehnen mitgeteilt, von denen je eine zum 2. und 3. oder zum 3. und 4. oder zum 2. und 1. Finger hin verläuft (Calori, Wood, Macalister, Baudoin, Sebileau, Le Double,



Mouchet, Fontes). Die seltenste Form ist die dritte (Vilhena). Es wurden ungefähr 60 Fälle mit einem einsehnigen kurzen Fingerstrecker beschrieben. Der Muskel setzt entweder am 3. Finger oder am Zeigefinger oder, allerdings äußerst selten, am 4. Finger an (Gantzer, Richard, Callori, Bragi, Curnow, Davies-Colley, Gruber, Magueur, Souligoux, Testut, Poirier, Sebileau, Le Double, Bruni, Fontes, Ždanov und Popov, Anatomisches Institut Sofia). Die gut gesonderten Endsehnen des Manieux heften sich an den Endsehnen des *M. extensor digitorum communis* in Höhe der distalen Enden der *Ossa metacarpi* oder an den proximalen dreieckigen Ausläufern der Dorsalaponeurose der Finger, den Kapseln der Artt. metacarpophalangiici und an den Grundstücken der proximalen Phalangen an.

Außer den oben behandelten völlig gesonderten *Mm. extensores digitorum breves manus* mit verschiedenen Ursprung- und Ansatzstellen wurden am Handrücken auch dünne und schmale Muskelbäuche festgestellt, die ebenfalls unter den Sehnen des *M. extensor digitorum comm.* liegen, aber distal mit den *Mm. interossei dorsales* verwachsen sind (s. Abb. 7–11). Diese zusätzlichen Muskelbäuche kommen nach den mit Dr. Karagösov gemeinsam vorgenommenen umfangreichen systematischen Untersuchungen in 69 von 141 Gliedmaßen, d. h. in 48,9% der Fälle, vor. In 11 dieser Präparate ist außerdem auch ein überzähliger eigener Strecker oder ein kurzer Strecker, d. h. eine Varietät der oben besprochenen Formen, vorhanden. Bei 34 Gliedmaßen wurde nur ein zusätzlicher Muskelbauch beobachtet, d. h. nur zu einem der Zwischenknochenmuskeln, bei 32 Gliedmaßen je zwei, bei 2 Gliedmaßen je drei und bei einer 4, d. h. je ein zusätzlicher Muskelbauch zu jedem der *Mm. interossei dorsales* (s. Abb. 7–11). Die Gesamtzahl der bei den 141 Präparaten vorgefundenen zusätzlichen Muskelbäuche der *Mm. interossei dorsales* beläuft sich auf 108. Diese zusätzlichen Muskelbäuche wurden außer von Le Double (1898), der sie aber dem kurzen Fingerstrecker zurechnet, noch von Bruni (1906) und Fontes (1934) beobachtet und beschrieben, wenn auch nicht mit entsprechender Ausführlichkeit.

Je nach der Lage ihrer Ursprünge können die 108 zusätzlichen Muskelbäuche in 2 Typen eingeteilt werden. Zum ersten Typus gehören diejenigen, die von den *Ossa carpi* und den *Ligg. intercarpica dorsalia*, und zwar meistens von dem *Os capitatum* und den Bändern um diesen Knochen entspringen (s. Abb. 7, 9–11). Zu

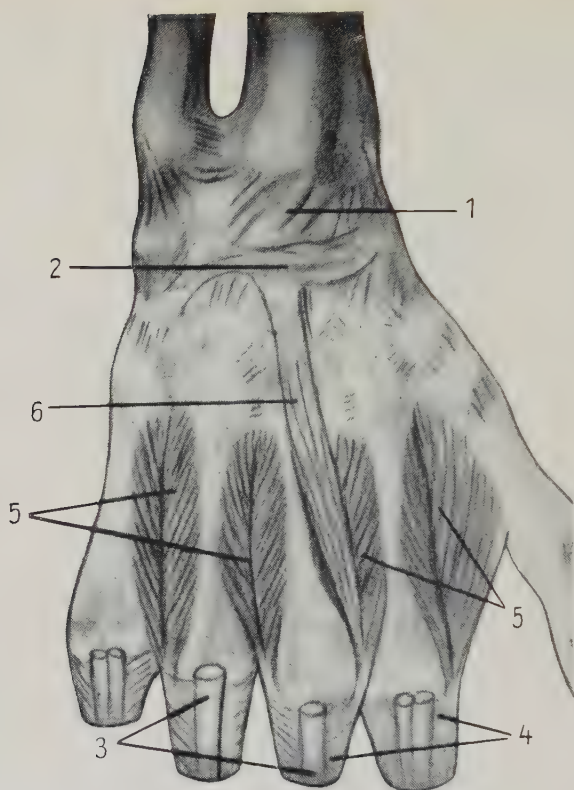


Abb. 7. Zusätzlicher Bauch vom I. Typus zum M. interosseus dorsalis II. Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen

Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 4 angefertigt. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe die Abb. 4; 6) zusätzlicher Bauch vom I. Typus zum M. interosseus dorsalis II

diesem Typus zählen 42 Bäuche (38,9%), von denen 33 sich dem distalen Ende der Mm. interossei dorsales zugesellen und 9 mit deren Körper verwachsen. Dem zweiten Typus gehören 66 Muskelbäuche (61,1%) an, die von den Grundstücken der Ossa metacarpi und von den Lig. carpometacarpica dorsalia, d. h. mehr distalwärts beginnen (s. Abb. 8 und 9). Diese Bäuche sind kürzer und schmaler als die des ersten Typus und sehen in vielen Fällen wie Muskelbündel aus, die sich von den eigenen Bündeln der Mm. interossei dorsales nur durch ihren etwas mehr proximal gelegenen Ursprung unterscheiden und von diesen durch die Aa. metacarpicae dorsales getrennt werden. 37 der Muskelbäuche des zweiten Typus ver-

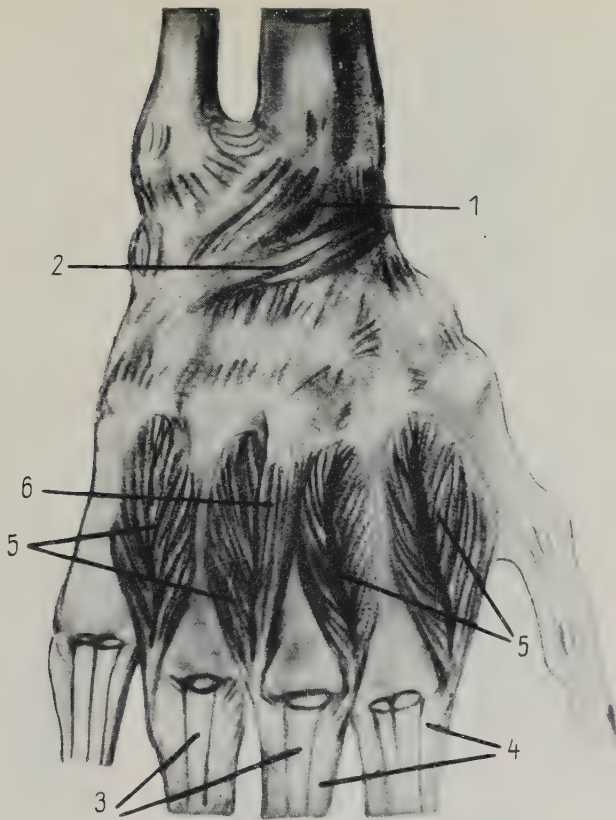


Abb. 8. Zusätzlicher Bauch vom II. Typus zum M. interosseus dorsalis III. Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen

Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 4 angefertigt. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe die Abb. 4; 6) zusätzlicher Bauch vom II. Typ zum M. interosseus dorsalis III

einigen sich mit dem Endteil der Mm. interossei und 29 mit deren Körper, allerdings in verschiedener Höhe. Von den 108 Bäuchen beider Typen gesellen sich also 70 (= 64,8%) den Mm. interossei dorsales mehr distalwärts, d. h. ihrem Endteil, und 38 (= 35,2%) proximal, d. h. dem Körper dieser Muskeln zu.

In den 34 Fällen mit nur einem zusätzlichen Muskelbauch liegt dieser im 2. (12 Präparate) oder im 3. (22 Präparate) Mittelhandknochenzwischenraum, d. h., er vereinigt sich mit dem einen der beiden Mm. interossei dorsales für den 3. Finger (s. Abb. 7 und 8). Fälle mit nur einem zusätzlichen Muskelbauch im 1. oder 4. Mittelhandknochenzwischenraum wurden nicht festgestellt. Bei gleichzeitigem Vorhandensein von zwei zusätzlichen Muskelbäuchen an

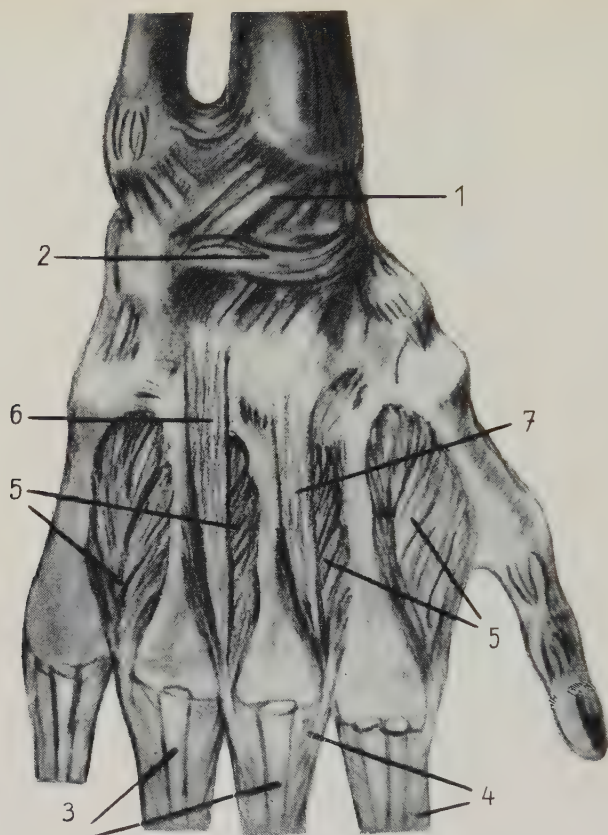


Abb. 9. Zwei zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales II und III. Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen

Die Anfertigung des Präparates ist die gleiche wie für die Abb. 4. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe die Abb. 4; 6) zusätzlicher Bauch vom I. Typ zum M. interosseus dorsalis III; 7) zusätzlicher Bauch vom II. Typ zum M. interosseus dorsalis II

ein und derselben Hand (32 Fälle), liegen diese in folgenden Mittelhandknochenzwischenräumen (s. Abb. 9): je ein Muskelbauch im 2. und 3. (zum 2. und 3. dorsalen Zwischenknochenmuskel; 24 Fälle = 75%); je ein Muskelbauch im 2. und 4. (3 Präparate), im 3. und 4. (3 Präparate), im 2. und 1. (1 Präparat); beide Muskelbäuche im 2. (1 Präparat). Bei Vorhandensein von 3 zusätzlichen Bäuchen verteilen sich diese wie folgt: je einer im 1., 2. und 3. (1 Fall) und im 2., 3. und 4. Mittelhandknochenzwischenraum (1 Fall). Diese Angaben zeigen, daß von den beobachteten 108 zusätzlichen Muskelbäuchen 52 (= 48,2%) mit dem M. interosseus dorsalis III, 45



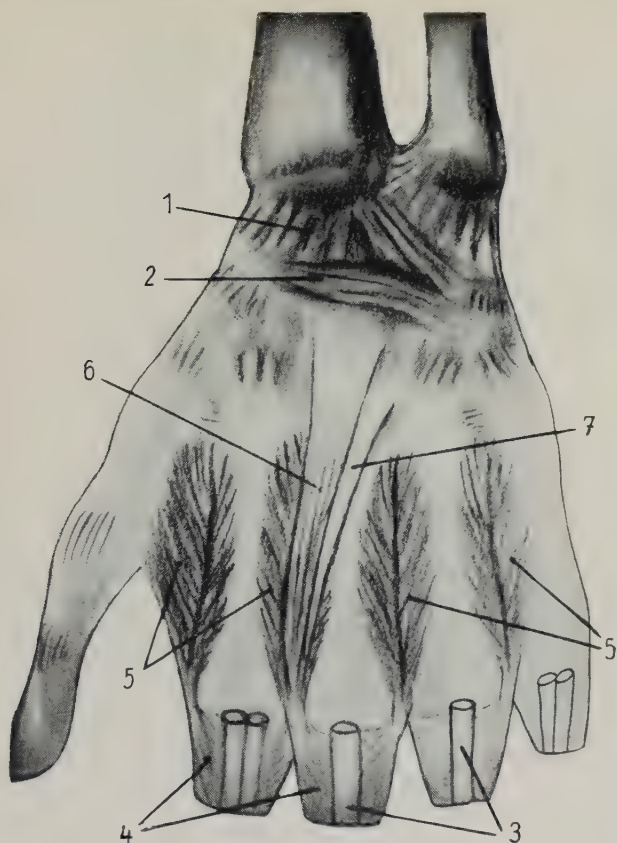


Abb. 10. Zwei zusätzliche Bäuche zum M. interosseus dorsalis II. Rücken der linken Hand eines erwachsenen Menschen

Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 4 angefertigt. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe die Abb. 4; 6) zusätzlicher Bauch vom I. Typ und 7) zusätzlicher Bauch vom II. Typ zum M. interosseus dorsalis II

(= 41,7%) mit dem 2. Zwischenknochenmuskel, 8 (= 7,4%) mit dem 4. und 3. (= 2,7%) mit dem 1. Zwischenknochenmuskel verwachsen sind. Hieraus folgt, daß sich fast 90% (89,9%) dieser kleinen Muskelchen den Zwischenknochenmuskeln für den 3. Finger zugesellen. An den linken Händen findet man mehr zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales (62 oder = 57,4%) als an den rechten (42,6%).

Nach den Ergebnissen der gemeinsam mit Dr. Karagösov durchgeführten Untersuchungen erhalten die zusätzlichen Muskelbäuche dünne Abzweigungen von den Ästchen des N. interosseus ante-

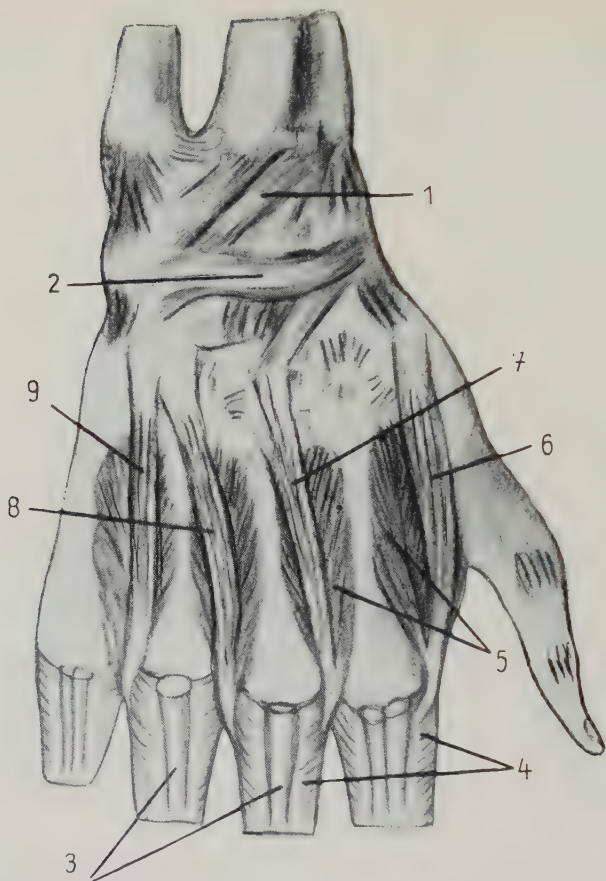


Abb. 11. Vier zusätzliche Bäuche vom I. Typ zu den Mm. interossei dorsales. Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen

Die Anfertigung des Präparates ist die gleiche wie für die Abb. 4. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe Abb. 4; zusätzliche Bäuche vom I. Typ, nämlich: 6) zum M. interosseus dorsalis I, 7) zum M. interosseus dorsalis II, 8) zum M. interosseus dorsalis III und 9) zum M. interosseus dorsalis IV

brachii dorsalis, der als Ast des Ramus profundus n. radialis am Boden des IV. Faches des Lig. carpi dorsale distalwärts zur dorsalen Fläche der Handgelenke hinunterzieht. Durch Präparationen an 24 Händen mit Hilfe einer binokularen Lupe wurde festgestellt, daß sich dieser Nerv in der Gegend des Os lunatum in 2 Äste spaltet (s. Abb. 12–15). Der radiale Ast verläuft unter den Endsehnen der Mm. extensores carpi radiales und teilt sich in dünne Verzweigungen auf, von denen eine oder zwei bis zum 1. Mittelhandknochen-

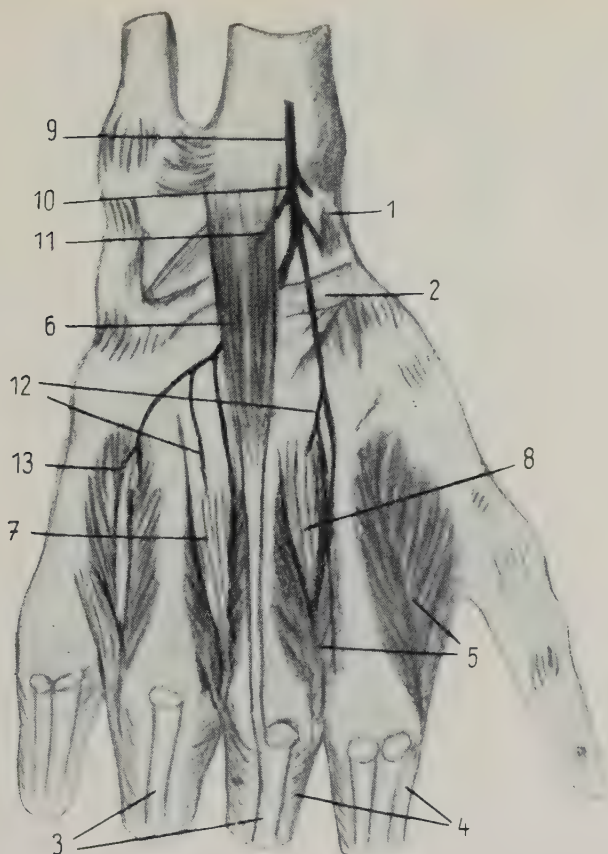


Abb. 12. M. extensor digiti III brevis, zwei zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales II et III und Verzweigung des N. interossei antebrachii. Rücken der rechten Hand eines erwachsenen Menschen

Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 4 angefertigt; außerdem ist der N. interossei antebrachii dorsalis mit seiner Verästelung auf dem Handrücken auspräpariert. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe die Abb. 4; 6) M. extensor digiti III brevis; 7) zusätzlicher Bauch vom I. Typus zum M. interossei dorsalis III; 8) zusätzlicher Bauch vom II. Typus zum M. interossei dorsalis II; 9) N. interossei antebrachii dorsalis; 10) ulnärer Ast des 9; 11) Ästchen des ulnären Astes zum M. extensor digiti III brevis; 12) Verästelung zu den zusätzlichen Bäuchen

zwischenraum verfolgt werden können, während die übrigen in den Kapseln der Handknochengelenke enden.

Der gewöhnlich stärkere ulnare Ast zieht nach distal und ulnar und sendet nach kurzem Verlauf auf den Handwurzelknochengelenken dünne Faserbündel zu deren Kapseln und teilt sich in zwei Ästchen (s. Abb. 13 und 14). Das eine verläuft distal zum 2., das andere zum 3. Mittelhandknochenzwischenraum, wo sie sich in

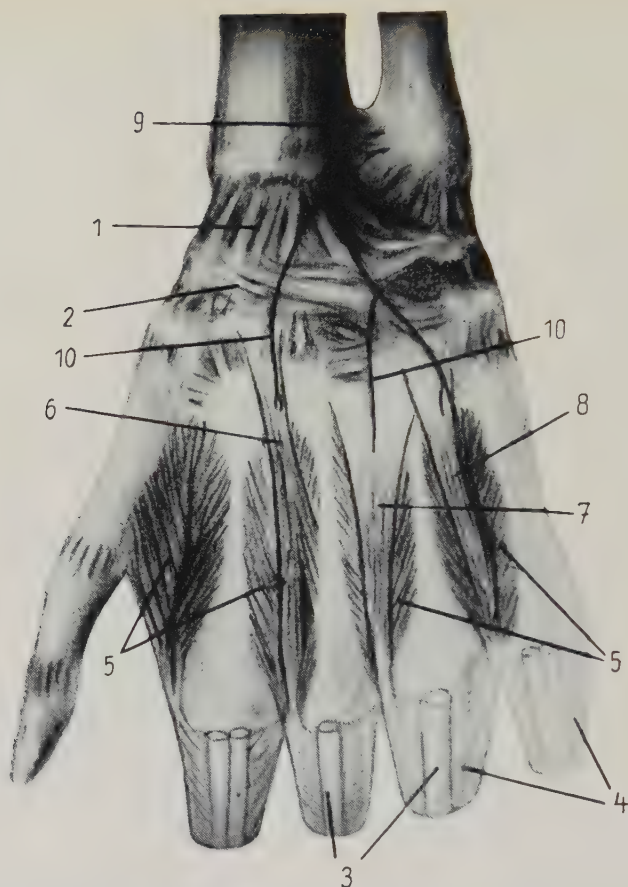


Abb. 13. Drei zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales und Verzweigung des N. interosseus antebrachii dorsalis auf dem Rücken der linken Hand eines erwachsenen Menschen  
Die Anfertigung des Präparates ist die gleiche wie für die Abb. 4; außerdem ist die Verästelung des N. interosseus antebrachii dorsalis auf dem Handrücken präpariert. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe die Abb. 4; 6) zusätzlicher Bauch vom I. Typus zum M. interosseus dorsalis II; 7) und 8) zusätzliche Bäuche vom II. Typus, und zwar 7) zum M. interosseus dorsalis III und 8) zum M. interosseus dorsalis IV; 9) N. interosseus antebrachii dorsalis; 10) Verzweigungen des 9) zu den zusätzlichen Bäuchen

feine Verzweigungen aufspalten. Das Ästchen für den 3. Mittelhandknochenzwischenraum gibt einen dünnen Zweig ab, der zum 4. geht. Die Ästchen in den 2., 3. und 4. Mittelhandknochenzwischenräumen teilen sich in deren proximalen Bezirken meist in 3 Verzweigungen auf. Die eine dringt zusammen mit dem Ramus perforans der A. metacarpica dorsalis durch den proximalen Teil des M. interosseus dorsalis hindurch, die zweite tritt in die oberflächlichen Bündel des





Abb. 14. Verzweigung des N. interosseus antebrachii dorsalis und zwei zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales II et III. Rücken der linken Hand eines erwachsenen Menschen. Photographie. 1) und 2) zusätzliche Bäuche, 3) ulnarer Ast des N. interosseus antebrachii dorsalis, 4) und 5) Ästchen zu den zusätzlichen Bäuchen 1) und 2)

Zwischenknochenmuskels selbst ein, während die dritte, die oberflächliche Verzweigung, neben der A. metacarpica dorsalis in der Richtung zu den Artt. metacarpophalangici verläuft (s. Abb. 15). Es wurde demnach festgestellt, daß dünne Verzweigungen der Ästchen des N. interosseus antebrachii dorsalis in die Mm. interossei dorsales eindringen, denen zusätzliche Muskelbäuche fehlen, und somit deren oberflächlichen Bündel innervieren (s. Abb. 15). Ferner wurde gefunden, daß alle 32 zusätzlichen Bäuche der Mm. interossei dorsales, die bei diesen 24 untersuchten Gliedmaßen vorkamen, durch dünne Verzweigungen derselben Nervenästchen innerviert werden (s. Abb. 12—14). Der in zwei von den Präparaten beobachtete M. extensor digitorum brevis manus, der am Boden des IV. Faches des Lig. carpi dorsale entspringt, bekommt einen direkten Zweig vom N. interosseus antebrachii dorsalis (s. Abb. 12).

Diese Feststellungen über die Innervation der Handrückenmuskulatur beweisen, daß die zusätzlichen Muskelbäuche und die oberflächlichen Teile der Mm. interossei dorsales abstammungs-

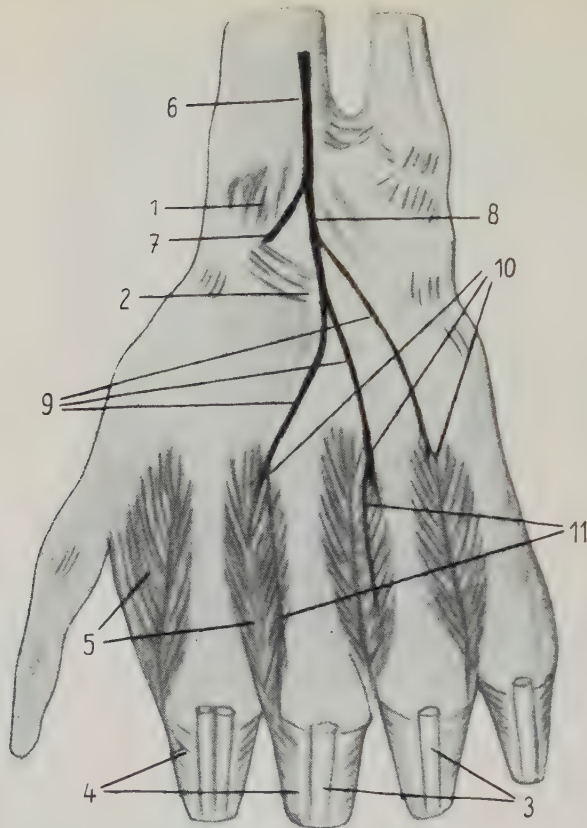


Abb. 15. Verzweigung des N. interosseus antebrachii dorsalis auf dem Rücken der linken Hand eines erwachsenen Menschen

Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 13 angefertigt. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 5 siehe die Abb. 4; 6) N. interosseus antebrachii dorsalis; 7) radialer Ast und 8) ulnarer Ast des N. interosseus antebrachii dorsalis; 9) Ästchen des ulnaren Astes zu den Spatia interossea metacarpi II bis IV; 10) Abzweigungen der Ästchen zu den Mm. interossei dorsales II, III et IV; 11) oberflächliche Endverzweigungen der Ästchen des ulnaren Astes

gemäß zur Streckmuskulatur gehören, da sie durch die Verzweigungen ihres Nervs, des N. radialis, innerviert werden.

Zur Aufklärung der hier dargelegten Ergebnisse der durchgeführten Untersuchungen am Menschen wurden eigene und aus der Literatur entnommene Beobachtungen an anderen Säugetieren herangezogen. Die bisherigen Studien über die Muskulatur der oberen (vorderen) Extremität bei den Primaten und den fünf-fingrigen (pentadactylen) Säugetieren von den Ordnungen Carnivora und Rodentia geben zu der Annahme Anlaß, daß die wesentlichen

Unterschiede zwischen diesen Tieren in bezug auf die Bildung, Lage und Ansatzstellen der Fingerstreckmuskeln mit dem verschiedenen Grad der Entwicklung des Daumens in Verbindung gebracht werden können. Erst bei den Primaten erlangt dieser Finger eine Selbstständigkeit und die Fähigkeit, sich den anderen Fingern gegenüberzustellen, wodurch die eigentliche Vorderpfote zu einem richtigen Greiforgan wird. Daher bilden sich bei den Primaten Daumenstrecker aus, und zwar bei den niederen *M. extensor pollicis longus* und bei den höheren, insbesondere beim Menschen, noch *M. extensor pollicis brevis* als Sonderteil des *M. abductor pollicis longus*. Bei den Menschenaffen beginnt auch der 2. Finger (Zeigefinger) an funktionseller Bedeutung zuzunehmen und übertrifft beim Menschen in bezug auf Beweglichkeit und Teilnahme an der Handtätigkeit die übrigen ulnaren Finger.

Bei den Tieren von den Ordnungen Rodentia und Carnivora mit pentadactylen vorderen Gliedmaßen, außer dem gemeinsamen Strecker der 4 ulnaren Finger mit je einer Sehne für jeden dieser Finger, bestehen noch zwei Streckmuskeln, nämlich der *M. extensor digitalis lat.* (der Philippsche Muskel) und der *M. extensor pollicis et indicis proprius* (der Thiernessesche Muskel). Der Körper des ersten Muskels liegt am Unterarm ulnar und oberflächlich und der des zweiten ebenfalls am Unterarm, jedoch radial und tiefer.

Parallel mit der Entwicklung der Strecker der radialen Finger (Daumen und Zeigefinger) geht ein Reduktionsprozeß des ulnar gelegenen *M. extensor digitorum lat.* vor sich. Bei den Rodentia und Carnivora ist dieser Muskel gut entwickelt und meistens in 2 Bäuche gegliedert, aus welchen 2 bis 3 (selten 4) Sehnen hervorgehen. Bei den höheren Primaten bleibt nur der ulnare Bauch des Muskels als *M. extensor digiti V proprius* erhalten. Bei einigen Affen (Paviane und Orang-Utans) hat dieser Muskel in der Regel eine in zwei Stränge gespaltene Sehne oder zwei getrennte Sehnen für den 5. und den 4. Finger. Beim Menschen gibt etwa in 10% der Fälle die Sehne des *M. extensor digiti V proprius* einen Strang zum 4. Finger ab. Weder bei den Affen noch bei den Menschen wurde eine Sehne oder ein Sehnenstrang des Muskels zum 3. Finger aufgefunden. Aus diesen Tatsachen kann geschlossen werden, daß der radiale Teil des *M. extensor digitorum lat.*, der bei den niederen fünffingrigen Säugetieren eine Sehne oder einen Sehnenstrang zum 3. Finger sendet, sich bei den Primaten vom ulnaren Teil getrennt hat, tiefer verschoben und sich einem Muskel angeschlossen hat, der für die

Funktion der Hand eine größere Bedeutung erlangt hat. Als derartiger Muskel ist, infolge der zunehmenden Bedeutung der radialen Finger, der Thiernessesche Muskel aufgetreten. Als Ergebnis dieses Entwicklungsprozesses bildet sich bei den Affen der *M. extensor indicis proprius* als Muskel mit zwei oder drei Teilen aus, der außer zum Zeigefinger auch zum 3. Finger (beim Orang-Utan, Pavian, Schimpansen) oder auch zum 3. und 4. Finger (beim Gibbon) eine Sehne abgibt.

Der Aufbau des *M. extensor indicis proprius* bei den Menschenaffen stimmt folglich in erheblichem Maße mit dem beim Menschen in den Fällen überein, in denen als eine überzählige Varietät der *M. extensor digiti III proprius* vorhanden ist, d. h. nach eigenen Ermittlungen bei 13,6% der Individuen. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht auch die Tatsache, daß beim Menschen das Vorhandensein eines überzähligen eigenen Streckers des 4. Fingers äußerst selten festgestellt wurde (bisher nur dreimal beschrieben – von Curnow, Morestin und Le Double).

Der Thiernessesche Muskel des Hundes gibt nicht immer einen Sehnenstrang zum Daumen ab, während sich seine Sehne bei der Katze in zwei Stränge – je einen für Zeigefinger und Daumen – spaltet. Beim Hasen dagegen bestehen zwei ziemlich gesonderte Strecker (je einer für den Zeigefinger und den Daumen), ein Zustand, der einen Übergang zu dem bei den Affen darstellt. Der in 1,7% der Fälle beim Menschen angetroffene überzählige eigene Zeigefingerstrecker mit einem Sehnenstrang zum Daumen kann als ein abgespaltener radialer Teil des *M. extensor indicis proprius* betrachtet werden, der die Merkmale dieses Muskels bei einigen Ordnungen der niederen Säugetiere und niederen Affenarten beibehalten hat.

Bei der Untersuchung von ungefähr 60 vorderen Gliedmaßen von Hunden, Katzen und Hasen konnte in keinem einzigen Fall die Anwesenheit eines kurzen Streckers auf dem Rücken der Vorderpfote festgestellt werden. Ein derartiger Muskel wurde ebenfalls bei den bisher untersuchten Affen nicht beschrieben. Aus diesen Angaben geht mit erheblicher Wahrscheinlichkeit hervor, daß die genannte Varietät der Fingerstrecker nur beim Menschen vorkommt, bei dem nämlich der Umbildungsprozeß der Unterarmstreckmuskulatur weiter fortgeschritten ist. Daher besteht der Anlaß zu der Annahme, daß die kurzen Fingerstrecker distalwärts verschobene, in Rückbildung begriffene *Mm. extensores proprij accessorii* darstellen, die



bei den Affen noch als normale Muskeln vorkommen, beim Menschen aber einem Reduktionsprozeß unterworfen werden und nur bei einem kleinen Teil der Individuen erhalten bleiben. Diese Auffassung wird auch durch die Tatsache bekräftigt, daß ein kurzer und ein überzähliger eigener Strecker zugleich bei den Händen ein und desselben Individuums nicht angetroffen wurden und daß der *M. extensor digitorum brevis* meistens vom Boden des IV. Faches des *Lig. carpi dorsale* beginnt, durch das auch die Sehnen der überzähligen Fingerstrecker hindurchtreten. Der Umstand, daß diese Muskelvarietäten die gleiche Innervation aufweisen, nämlich von Verzweigungen der Äste des *Ramus profundus n. radialis* innerviert werden, spricht ebenfalls zugunsten dieser Auffassung. Im Zuge der Evolution der Menschenart verschieben sich die Reste der Bäuche eigener Streckmuskeln des 3., evtl. auch des 4. Fingers auf dem Boden des erwähnten Faches des *Lig. carpi dorsale* und gewinnen hier einen Ursprung, während sie distal ungefähr die alten Ansatzstellen beibehalten. Auf diese Weise bilden sich diese Reste zu *Mm. extensores breves* um.

Zur Unterstützung dieser Auffassung kann auch die Tatsache herangezogen werden, daß in zwei von 10 Fällen mit *M. extensor digitorum brevis manus* der Muskel einen zusätzlichen Ursprung von der Sehne des *M. extensor indicis proprius* erhält, die ebenfalls durch das IV. Fach des *Lig. carpi dorsale* hindurchgeht. Dies ist auch gut zu verstehen, denn der *M. extensor indicis proprius* ist gerade der Muskel, dessen ulnarer Teil bei den Affen eine Sehne zum 3. und evtl. auch noch eine zum 4. Finger abgibt. Beim Menschen ist eben mit dem Bauch dieses Muskels der überzählige eigene Strecker des 3. Fingers teilweise verwachsen, der, nach den eigenen Befunden, in etwa 13,6% der Fälle als Varietät erscheint.

Zu der weiteren Unterstützung der dargelegten Auffassung kann auch auf den Umstand verwiesen werden, daß die Literatur bisher die Mitteilung nur eines Falles von einem kurzen Strecker des 4. Fingers enthält und dieser daher eine außergewöhnliche Seltenheit darstellt. Dementsprechend wird beim Menschen sehr selten (3mal) ein überzähliger eigener Strecker des 4. Fingers beobachtet. Dagegen kommt, nach den eigenen Untersuchungsergebnissen, am häufigsten die Varietät *M. extensor digiti III proprius* vor, nämlich bei 13,6% der Individuen, und macht  $\frac{8}{9}$  (= 89,1%) aller Fälle mit überzähligen eigenen Streckmuskeln aus. Genauso existiert auch am häufigsten der *M. extensor digiti III brevis*, nämlich in  $\frac{8}{10}$

(... 80%) aller Fälle mit kurzen Streckmuskeln. Diese fast gleichen Prozentsätze des Vorkommens des kurzen und des eigenen Streckers des 3. Fingers bei einem so umfangreichen Material von 300 Gliedmaßen sind ein unzweifelhafter Beweis für die gleiche Herkunft der beiden Varietäten und für den vermutlichen Verlauf ihrer Entwicklung und Ausbildung. Diesen Befunden entsprechend schließen sich die meisten zusätzlichen Bäuche (89,9%) den Mm. interossei dorsales des 3. Fingers an. Kurze oder überzählige eigene Streckmuskeln für andere Finger, außer für den 3. Finger, sowie zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales I et IV stellen nur ganz seltene Vorkommnisse dar.

Zusätzliches Beweismaterial für die Richtigkeit der auf phylogenetischen Angaben gestützten Auffassung wurde durch die Untersuchung der embryonalen Entwicklung der Streckmuskulatur des Unterarmes und der Hand zu gewinnen gesucht. Wie bekannt, teilt sich in der 5. Embryonalwoche die Zellmasse des Armmuskelblastems in 2 Muskelanlagen — eine für die Beuge- und eine für die Streckmuskulatur. Bald darauf findet eine Spaltung jeder dieser Muskelanlagen in einzelne Teile statt, die sich verschieben und Muskeln und Muskelgruppen bilden, welche in der 6. Woche voneinander abgegrenzt werden können. Aus der Streckmuskelanlage entstehen eine Anlage für die Schulter und den Oberarm und eine Anlage für den Unterarm. Die Streckmuskelanlage des Unterarms gliedert sich in drei Teile, nämlich in einen radialen, oberflächlichen und tiefen Teil, aus denen sich die Streckmuskelgruppen entwickeln. Die Muskelanlage in der Hohlhandgegend, die aus der Beugemuskelanlage des Unterarmes stammt, zerfällt auch in drei Teile, nämlich in einen radialen, ulnaren und mittleren Teil. Aus dem tiefer gelegenen Mittelteil entwickeln sich alle Mm. interossei. Zunächst liegen diese an der Volarseite der Hand und verschieben sich später in die Mittelhandknochenzwischenräume. In die erwähnten Muskelanlagen wachsen sehr bald die entsprechenden peripherischen Nerven ein, und zwar in die Streckmuskelanlage der N. radialis und in die Beugemuskelanlage die Nn. musculocutaneus, medianus et ulnaris. Letzterer dringt und verästelt sich in den Unterarmteil der Beugemuskelanlage, aus dem auch die Mm. interossei dorsales hervorgehen.

Durch die gemeinsam mit Dr. Kaneff begonnenen Untersuchungen über die Entwicklung der Unterarm- und Handmuskulatur bei Keimlingen vom Ende des 2. bis zum 4. Embryonalmonat konnten

als erste Ergebnisse einige Präparate festgestellt werden, bei denen die Existenz kleiner Teile von Muskelanlagen auf den Ossa metacarpi, d. h. dorsal von den Mm. interossei, nachgewiesen wurde. Ihrer Lage nach entsprechen sie den Mm. extensores digitorum breves und den zusätzlichen Bäuchen der Mm. interossei dorsales bei den erwachsenen Individuen. Diese Beobachtungen, die noch erweitert werden müssen, stützen die Auffassung, daß bei manchen Individuen im Laufe der Entwicklung sich Material aus der Streckmuskelanlage des Unterarms distalwärts zur Hand verschiebt und dort die besprochenen Muskelvarietäten auf dem Handrücken entwickelt.

Die durch die Untersuchung der Keimlinge gewonnenen Hinweise, hauptsächlich aber die Feststellung, daß die zusätzlichen Muskelbäuche in allen Präparaten von den Verzweigungen der Äste des N. interosseus antebrachii dorsalis innerviert werden, sprechen zugunsten der Annahme einer Verwandtschaft zwischen den in Rede stehenden kleinen unselbständigen Muskelchen und dem sich in Prozeß der Involution befindenden M. extensor digitorum brevis, der seinerseits wieder mit den überzähligen eigenen Streckern in verwandtschaftlicher Beziehung steht und durch die Rückbildung und distale Verschiebung der letzteren zum Boden des IV. Faches des Lig. carpi dorsale entstanden ist. Die Bäuche stellen Überbleibsel oder abgespaltene Teile der genannten in Rückbildung begriffenen Muskeln dar. Diese Auffassung wird auch durch die Tatsache gestützt, daß sich bei den einzelnen Individuen viel häufiger 1 oder 2 und nur ausnahmsweise 3 oder 4 zusätzliche Muskelbäuche vorfinden lassen. Dementsprechend wird auch seltener ein M. extensor digitorum brevis manus mit 2 Sehnen als mit nur 1 Sehne (für einen Finger) und äußerst selten mit 3 oder 4 Sehnen angetroffen.

Die zusätzlichen Muskelbäuche der Mm. interossei dorsales bilden ihrer Größe und Ausdehnung nach eine natürliche fortlaufende Reihe aufeinanderfolgender Phasen der allmählichen Rückbildung der Streckmuskulatur auf dem Handrücken. Dem kurzen einsehnigen Fingerstrecker stehen am nächsten die längeren und gut ausgebildeten Muskelbäuche des I. Typus, die von den Handwurzelknochen (Os capitatum, Os triquetrum, Ossa multangula, Os hamatum) und den Bändern um diese Knochen entspringen und sich mittels einer eigenen Endsehne mit der Endsehne eines der Mm. interossei dorsales vereinigen. Die nächste Form ist die der Muskel-

bäuche des 1. Typus, die zwar die gleichen Ursprungsstellen und die gleichen Merkmale wie die vorhergehenden aufweisen, sich jedoch durch das Fehlen einer eigenen Endsehne und durch eine direkte Verschmelzung mit dem distalen Teil der *Mm. interossei dorsales* kennzeichnen (s. Abb. 7–11). Zu der weiter fortgeschrittenen Involutionsphase können die Muskelbäuche des 1. Typus gerechnet werden, die an den gleichen Knochen und Bändern beginnen, aber distal mit den Körpern der Zwischenknochenmuskeln selbst verwachsen sind, sowie die zusätzlichen Muskelbäuche des II. Typus, die von den *Bases ossium metacarpi* beginnen und mit den distalen Teilen der *Mm. interossei dorsales* verschmelzen. Am schwächsten entwickelt und von den *Mm. interossei dorsales* kaum zu unterscheiden, sind die ebenfalls zum II. Typus gehörenden Muskelbäuchlein, die mit den Körpern dieser Muskeln verschmelzen und die den Übergang zur völligen Einschaltung der zusätzlichen Muskelchen in die *Mm. interossei dorsales* in Form von äußerlich von ihnen nicht zu unterscheidenden oberflächlichen Bündeln darstellen. Derartige Bündel erhalten aber ihre Innervation von Ästchen desselben Nerven (*N. interosseus antebrachii dorsalis*), der sowohl die zusätzlichen Muskelbäuche als auch die *Mm. extensores digitorum breves* mit Nervenfasern versorgt. So bildet sich die endgültige Form der Handrückenmuskulatur aus, die sich dadurch charakterisiert, daß die *Mm. interossei dorsales* als einzige Muskeln zwischen den Mittelhandknochen bestehenbleiben.

Das verhältnismäßig seltenere Vorkommen (18,7%) der überzähligen Fingerstrecker — eigene und kurze — und das viel häufigere Auftreten (48,9%) der zusätzlichen Bäuche der *Mm. interossei dorsales* zeigt eben, daß bei der Hand des Menschen der Umbildungsprozeß der Fingerstreckmuskulatur wesentlich fortgeschritten ist und daß sich ihre letzten Reste auf dem Handrücken bei den meisten Individuen den *Mm. interossei* anschließen und schließlich in deren Muskelkörper völlig aufgehen.

Bei der Anpassung der oberen Extremität der Primaten (einschl. des Menschen) zur Ausübung der Funktionen als Greif- und Arbeitsorgan unterlag deren Endteil — die Hand — wesentlicheren Veränderungen als der Oberarm und die Schulter. Daher sind auch die Fingermuskeln stärkeren Umbildungen in der aufsteigenden Säugetierreihe unterworfen, was durch die hier mitgeteilten Untersuchungsergebnisse bewiesen wird.



### III. Kurze Zehenstrecker und Mm. interossei dorsales des Fußes

Die Erlangung der aufrechten Körperhaltung und des aufrechten Ganges ist mit wesentlichen Veränderungen in den Funktionen der unteren Gliedmaßen des Menschen verbunden, die ihrerseits mit Veränderungen des Aufbaues der Extremität, d. h. ihrer Muskulatur, Gefäße und Nerven, insbesondere im Endteil der Extremität, dem Fuß, begleitet sind. Da sowohl Ähnlichkeiten als auch Unterschiede im Aufbau der Muskulatur des Unterarms und der Hand einerseits und des Unterschenkels und Fußes andererseits bestehen, sind die Befunde an den unteren Gliedmaßen betreff dieses Aufbaues für eine richtige Beurteilung der im zweiten Teil der Arbeit beschriebenen Beobachtungen an den oberen Gliedmaßen sehr wesentlich.

Daher hat der Verfasser gemeinsam mit Dr. L. Karag'osov 159 Präparate untersucht. In 136 Fällen wurde nur die Muskulatur und in den übrigen 23 Fällen außerdem noch die Verzweigung der Nerven (unter Anwendung einer Binokularlupe) präpariert. Bei 74 der 136 unteren Gliedmaßen, d. h. in 54,4% der Fälle, wurden am Dorsum pedis überzählige Muskelköpfe des M. extensor digitorum brevis, nach distal verbreitete normale Bäuche desselben Muskels, zusätzliche Bäuche der Mm. interossei dorsales, oder Kombinationen der drei genannten Variationsformen der Fußrückenmuskulatur festgestellt (s. Abb. 16—19).

In 30 Fällen (= 22,1% der Gesamtzahl der untersuchten Gliedmaßen) wurden nur überzählige Köpfe des M. extensor digitorum brevis pedis aufgefunden, und zwar 33 an der Zahl. Diese entspringen meist von der dorsalen Fläche des Calcaneus und seltener vom Lig. calcaneocuboideum dorsale und Os cuboides. Sie gehen in gut ausgebildete schmale Sehnen über, die distal verlaufen und an den Seitenflächen der Grundstücke der proximalen Phalangen der Zehen, den proximalen Ausläufern der Dorsalaponeurosen der Zehen, den Kapseln der Artt. metatarsophalangici oder an den Sehnen des kurzen Zehenstreckers ansetzen (s. Abb. 16 und 17). In 28 dieser 30 Fälle besteht nur ein überzähliger Kopf, dessen Sehne in 27 Fällen zur 2. und nur in einem Fall zur 3. Zehe geht. In einem Präparat wurden zwei überzählige Köpfe vorgefunden, deren Sehnen zur 2. und 3. Zehe ziehen. In einem anderen Präparat waren 3 überzählige Köpfe angetroffen, deren Sehnen an der 2., 3. und 4. Zehe ansetzen. Der am häufigsten angetroffene überzählige Muskelkopf ist also der für die 2. Zehe (88% der Köpfe). Er liegt zwischen dem

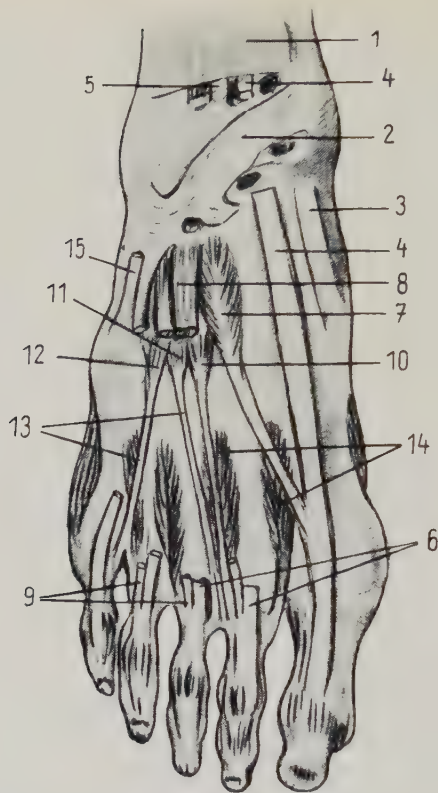


Abb. 16. Drei überzählige Köpfe des M. extensor digitorum brevis pedis. Rücken des rechten Fußes eines erwachsenen Menschen

Ein Teil des Lig. cruciforme cruris ist abgeschnitten. Teile der Mm. extensores hallucis et digitorum longi und des M. extensor digitorum brevis sind weggenommen. M. extensor hallucis brevis ist erhalten. Die von den Sehnen der Mm. extensores digitorum longus et brevis an den Zehen gebildeten Dorsalaponeurosen und die Mm. interossei dorsales sind auspräpariert

1) Lig. transversum cruris, 2) Lig. cruciforme cruris, 3) Sehne des M. tibialis ant., 4) M. extensor hallucis longus, 5) M. extensor digitorum longus mit 6) Sehnen für die Zehen, 7) M. extensor hallucis brevis, 8) Muskelkörper und 9) Sehnen des teilweise herausgeschnittenen M. extensor digitorum brevis, 10), 11) und 12) überzählige Köpfe des M. extensor digitorum brevis für die 2., 3. und 4. Zehe, 13) Sehnen der überzähligen Köpfe für die 3. und 4. Zehe, 14) Mm. interossei dorsales, 15) Tendo m. fibularis brevis

M. extensor digitorum brevis pedis und dem M. extensor hallucis brevis und wird von diesen teilweise bedeckt. Er ist von abgeplatteter Form und gut ausgeprägtem doppeltegefiertem Bau und ist schräg tibialwärts gerichtet. In der Gegend des Os naviculare pedis oder der Ossa cuineforma geht der Kopf in eine schmale Sehne über, die im 1. Mittelfußknochenzwischenraum liegt und sich in der Nähe des 2. Mittelfußknochenphalangealgelenks zu einem Streifen

ausbreitet, der in den meisten Fällen (19) — nach oder ohne Spaltung — an zwei Stellen (an der Basis phalangis proximalis und der Dorsalaponeurose der 2. Zehe) und in einigen Fällen (8) nur an einer Stelle (Verflechtung mit der Fascia auf dem M. interosseus dorsalis I. oder am Corpus ossis metatarsi II) befestigt ist.

Der überzählige Kopf für die 3. Zehe entspringt vom Os cuboides, liegt unter dem M. extensor digitorum brevis und ist durch seine Sehne an der Wadenbeinseite der Basis der proximalen Phalanx der Zehe befestigt.

Die in einem Präparat vorkommenden zwei überzähligen Köpfe liegen zwischen dem M. extensor digitorum brevis und dem M. extensor hallucis brevis, entspringen von der dorsalen Fläche des Calcaneus und setzen wie folgt an: der tibiale Kopf an der tibialen Fläche der proximalen Phalanx der 2. Zehe, der fibulare Kopf an der Dorsalaponeurose der 3. Zehe. Die an einem Fuß gefundenen 3 überzähligen Köpfe entspringen von der dorsalen Fläche des Fersenbeins und vom Lig. calcaneocuboideum dorsale, sind von dem kurzen Zehenstrecker bedeckt und inserieren wie folgt: der tibiale Kopf am fibularen Ausläufer (Fortsatz) der Dorsalaponeurose der 2. Zehe, der mittlere Kopf am tibialen Ausläufer der Dorsalaponeurose der 3. Zehe, der fibulare Kopf am fibularen Fortsatz der Dorsalaponeurose der 4. Zehe sowie an der Schienbeinseite der Basis der proximalen Phalanx der kleinen Zehe (s. Abb. 17).

Ein zusätzlicher Bauch zu einem der Mm. interossei dorsales wurde bei 12 Gliedmaßen (8,8 %) aufgefunden. Die Bäuche sind den an der oberen Extremität beobachteten ähnlich und können ebenfalls in zwei Typen eingeteilt werden. Die Bäuche des I. Typus entspringen von der dorsalen Fläche der Ossa tarsi distalia und deren Bändern, hauptsächlich von den Ossa cuneiformia, die des II. Typus von den Grundstücken der Ossa metatarsi (s. Abb. 17 und 18). In 10 der 12 Fälle vereinigt sich der zusätzliche Bauch mit dem 2., in einem Fall mit dem 3. und in einem Fall mit dem 4. dorsalen Zwischenknochenmuskel. Acht der zusätzlichen Bäuche des 2. M. interosseus dorsalis gehören dem I. Typus und zwei dem II. Typus an, während die Bäuche des 3. und 4. Zwischenknochenmuskels dem I. Typus zuzurechnen sind. Die meisten der Bäuche (10) verschmelzen mit dem Mittelteil des Zwischenknochenmuskels und nur zwei (vom I. Typus) mit dessen distalen Ende.

Eine Verbreitung der normalen Köpfe des M. extensor digitorum brevis pedis nach distal wurde an 6 unteren Gliedmaßen (= 4,4%)

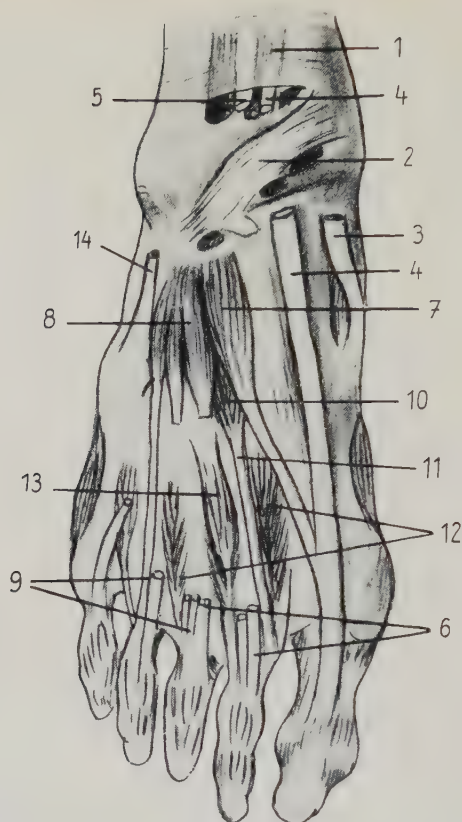


Abb. 17. Ein überzähliger Kopf des M. extensor digitorum brevis und ein zusätzlicher Bauch zum M. interosseus dorsalis II

Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 16 angefertigt. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 9 siehe die Abb. 16; 10) überzähliger Kopf des M. extensor digitorum brevis mit 11) Sehne zur 2. Zehe; 12) Mm. interossei dorsales; 13) zusätzlicher Bauch zum M. interosseus dorsalis II; 14) Sehne des M. fibularis brevis

beobachtet. Die Köpfe sind verlängert und erstrecken sich nach distal über den Mm. interossei dorsales, sind aber immer noch recht gut von letzteren abgegrenzt (s. Abb. 19).

Bei den übrigen 26 Gliedmaßen (19,1%) wurden verschiedene Kombinationen der 3 beschriebenen Hauptvarietäten der dorsalen Fußmuskulatur beobachtet. In 19 Fällen waren folgende Kombinationen festgestellt: in 10 Präparaten je ein überzähliger Kopf des kurzen Zehenstreckers zur 2. Zehe und ein zusätzlicher Bauch des 2. M. interosseus dorsalis; in 7 Fällen je ein zusätzlicher im 1. Mittelfußknochenzwischenraum liegender Bauch und ein überzähliger



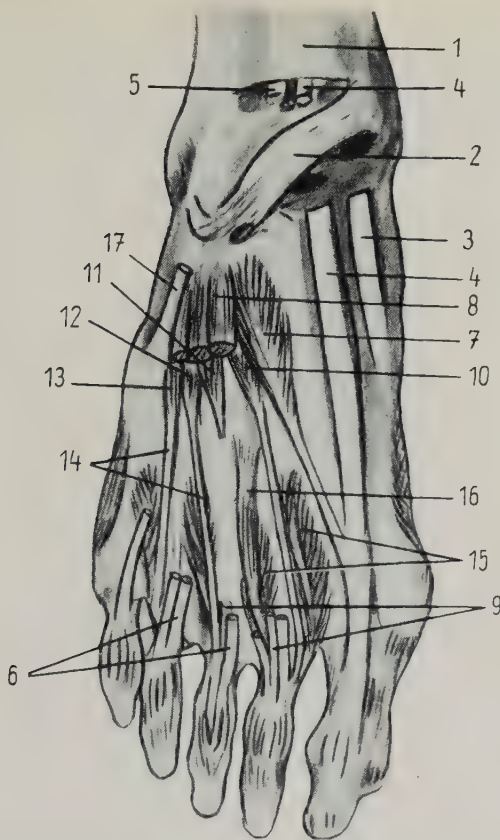


Abb. 18. Vier überzählige Köpfe des M. extensor digitorum brevis und ein zusätzlicher Bauch zum M. interosseus dorsalis II. Rücken des rechten Fußes eines erwachsenen Menschen  
 Die Anfertigung des Präparates ist die gleiche wie für die Abb. 16. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 9 siehe die Abb. 16; 10), 11), 12) und 13) überzählige Köpfe des M. extensor digitorum brevis; 14) Sehnen der zwei fibularen Köpfe, nämlich für die 3. und 4. Zehe; 15) Mm. interossei dorsales; 16) zusätzlicher Bauch vom II. Typus zum M. interosseus dorsalis II; 17) Sehne des M. fibularis brevis

Kopf des kurzen Zehenstreckers für die 2. Zehe; in 2 Präparaten je ein überzähliger Kopf des M. extensor digitorum brevis für die 2. Zehe und ein zusätzlicher Bauch im 3. Mittelfußknochenzwischenraum. Die überzähligen Köpfe in diesen 19 Gliedmaßen gehen somit alle zur 2. Zehe und unterscheiden sich im allgemeinen nicht von den vorher beschriebenen. Die zusätzlichen Bäuche gesellen sich dem zweiten (10), dem ersten (7) und dem dritten (2) dorsalen Zwischenknochenmuskel zu. Die meisten Bäuche (14) gehören zum I. Typus, und die Mehrzahl von ihnen ist mit dem Mittelteil der Zwischenknochen-

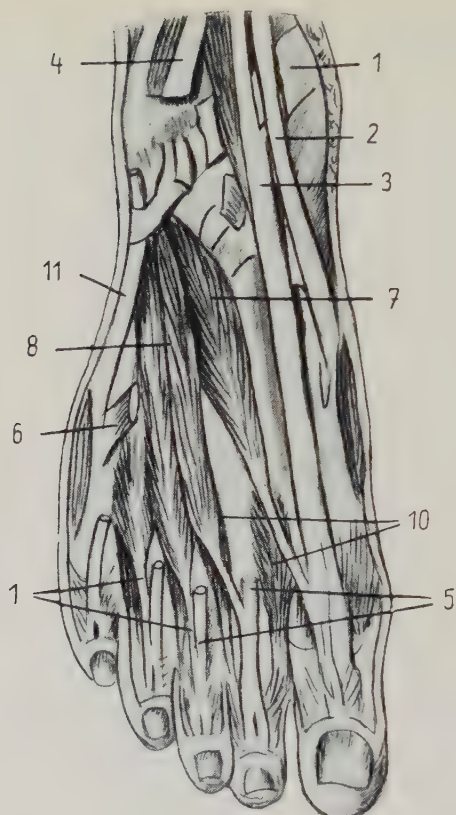


Abb. 19. Distale Ausbreitung der normalen Muskelbäuche des *M. extensor digitorum brevis*. Rücken des rechten Fußes eines erwachsenen Menschen

Ein Teil des *Lig. cruciforme cruris* ist entfernt, der andere Teil ist durchgeschnitten. *M. extensor digitorum longus* ist bis auf seinen Sehnen auf den Zehen weggenommen. *Mm. extensores breves, hallucis et digitorum*, und die *Mm. interossei dorsales* sind erhalten

1) *Lig. cruciforme cruris*, 2) Sehne des *M. tibialis ant.*, 3) *M. extensor hallucis longus*, 4) *M. extensor digitorum longus* mit 5) seinen Sehnen auf den Zehen, 6) Sehne des *M. fibularis III*, 7) *M. extensor hallucis brevis*, 8) Muskelbäuche und 9) Sehnen des *M. extensor digitorum brevis*, 10) *Mm. interossei dorsales*, 11) Sehne des *M. fibularis brevis*

muskeln verwachsen. In 4 Fällen sind je ein überzähliger Kopf des *M. extensor digitorum brevis pedis* für die 2. Zehe und je zwei zusätzliche Bäuche vorhanden, die wie folgt liegen: in 3 Fällen je einer im 2. und 3. und in einem Fall im 1. und 2. Mittelfußknochenzwischenraum. Es wurden noch folgende seltenere Kombinationen beobachtet: in einem Fall zwei überzählige Köpfe des *M. extensor digitorum brevis* (je einer für die 2. und 3. Zehe) und ein zusätzlicher Bauch zum 3. Zwischenknochenmuskel; in einem Fall 4 über-

zählige Köpfe des kurzen Zehenstreckers (zwei für die 2. und je einer für die 3. und 4. Zehe) und ein zusätzlicher Bauch des *M. interosseus dorsalis* II. (s. Abb. 18); in einem Fall zwei zusätzliche Muskelbäuche (je einer zum 3. und 4. Zwischenknochenmuskel) und eine Verbreiterung der Teile des *M. extensor digitorum brevis* für die 3. und 4. Zehe nach distal bis zur Mitte der entsprechenden Mittelfußknochenzwischenräume. In diesen 7 Fällen, von denen die meisten vereinzelte Befunde darstellen, wurden 10 überzählige Köpfe — sieben für die 2., zwei für die 3. und einer für die 4. Zehe — angetroffen, die sich im allgemeinen von den vorher beschriebenen nicht unterscheiden. Das gleiche gilt auch für die zusätzlichen 11 Bäuche, von denen sich vier dem 2., fünf dem 3., einer dem 1. und einer dem 4. Zwischenknochenmuskel zugesellen. Von den Bäuchen gehören 6 dem I. Typus und 5 dem II. Typus an. Die meisten von ihnen (9) schließen sich dem Mittelteil des Zwischenknochenmuskels und nur zwei seinem distalen Ende an.

Aus den vorgebrachten Angaben geht hervor, daß die überzähligen Köpfe des *M. extensor digitorum brevis* und die zusätzlichen Bäuche der *Mm. interossei dorsales* die Hauptvarianten der Muskulatur des *Dorsum pedis* sind. Da auf dem Fußrücken normalerweise ein kurzer Zehenstrecker vorhanden ist, so gelten die überzähligen Köpfe, deren Anzahl bei den einzelnen Präparaten von 1 bis 4 schwankt, als eine Abweichung von der Norm. Derartige überzählige Köpfe des *M. extensor digitorum brevis* weisen 55 von den 136 Gliedmaßen (40,4%) auf, in 25 von ihnen werden auch zusätzliche Bäuche zu den *Mm. interossei dorsales* angetroffen. Von den 55 Gliedmaßen haben 51 (92,7%) je 1, zwei je 2, einer 3 und einer 4 überzählige Köpfe. Die Gesamtzahl aller festgestellten Köpfe beträgt 62. Von ihnen setzen sich 55 (= 88,7%) mit ihrer Endsehne an der 2. Zehe, fünf (= 8,1%) an der 3. und zwei (= 3,2%) an der 4. Zehe an. Somit gehören die überzähligen Köpfe in ihrer überwiegenden Mehrheit der 2. Zehe an.

Zusätzliche Bäuche zu den *Mm. interossei dorsales* finden sich bei 38 Gliedmaßen (= 27,9%) vor, und zwar in 33 Fällen je einer, in 5 Fällen je zwei. Von insgesamt 43 Bäuchen gesellen sich 25 zum 2., acht zum 1., acht zum 3. und zwei zum 4. dorsalen Zwischenknochenmuskel zu. Die meisten von ihnen (33 = 74,4%) sind also die Bäuche, die sich den *Mm. interossei dorsales* der 2. Zehe anschließen. Mit dem Zwischenknochenmuskel der 3. Zehe sind dagegen acht Bäuche (8,6%) und mit dem der 4. Zehe nur zwei Bäuche

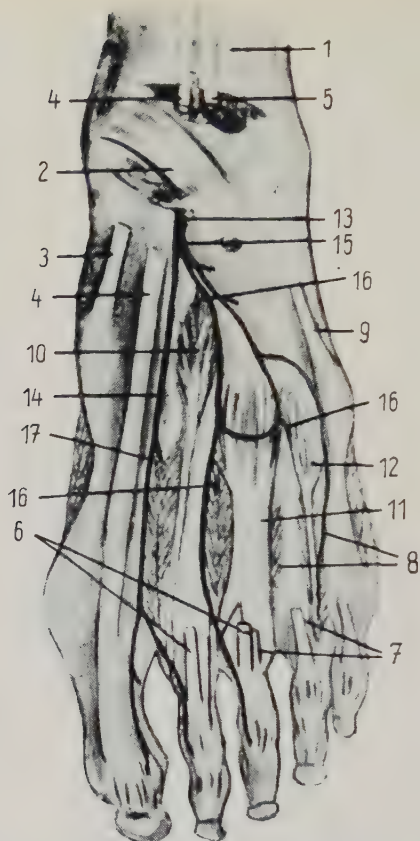


Abb. 20. Verzweigung des N. fibularis profundus und drei überzählige Köpfe des M. extensor digitorum brevis pedis, nämlich je einer zur 2., 3. und 4. Zehe. Rücken des linken Fußes eines erwachsenen Menschen

Mm. extensores longi et brevis sind bis auf ihre Sehnen auf den Zehen weggenommen. Mm. interossei dorsales sind erhalten

1) Lig. transversum cruris, 2) ein Teil vom lig. cruciforme cruris, 3) Sehne des M. tibialis ant., 4) M. extensor hallucis longus, 5) M. extensor digitorum longus mit 6) Sehnen auf den Zehen, 7) Sehnen des entfernten M. extensor digitorum brevis, 8) Mm. interossei dorsales, 9) Tendo m. fibularis brevis; überzählige Köpfe des M. extensor digitorum brevis, und zwar 10) zur 2. Zehe, 11) zur 3. Zehe und 12) zur 4. Zehe; 13) N. fibularis profundus, 14) Fortsetzung des Stammes und 15) fibularer Ast des N. fibularis profundus, 16) Ästchen des fibularen Astes zu den überzähligen Köpfen des M. extensor digitorum brevis, 17) Ästchen des Stammes des N. fibularis profundus zum M. interosseus dorsalis I

verwachsen. 32 Bäuche gehören dem I. Typus und 11 Bäuche dem II. Typus an. 38 aller Bäuche beider Typen vereinigen sich mit dem Mittelteil der Zwischenknochenmuskeln und nur 5 mit deren distalen Enden.

An weiteren 23 Füßen wurde mittels Binokularlupe die Ver-



zweigung des N. fibularis profundus untersucht, der die normalen kurzen Zehenstrecker innerviert (s. Abb. 20—22). Es ergab sich, daß die Fortsetzung des Stammes des N. fibularis profundus am Fuße, etwas proximal von den Grundstücken des 1. und 2. Mittelfußknochens und vor der Teilung in zwei Nn. digitales dorsales für die zueinander gewendeten dorsalen Ränder der großen und der 2. Zehe, einige dünne Ästchen abgibt, die häufig gemeinsam durch ein Stämmchen abzweigen (s. Abb. 20 und 22). Zwei von diesen sind oberflächlich gelegen und verlaufen mit der A. metatarsa dorsalis I;

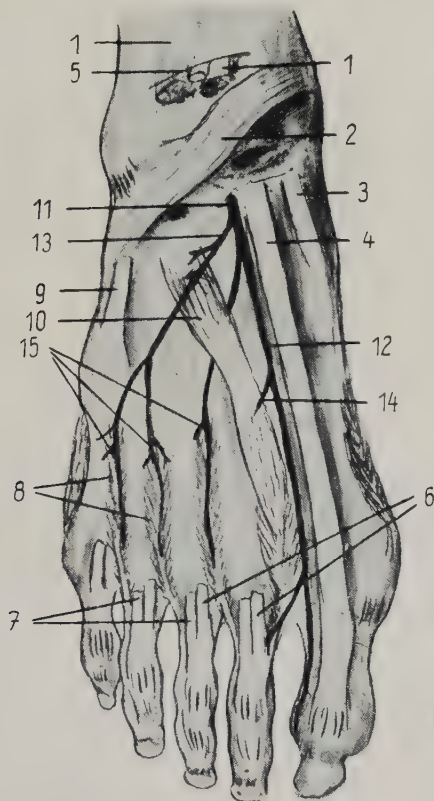


Abb. 21. Verzweigung des N. fibularis profundus und ein zusätzlicher Bauch zum M. interosus dorsalis I auf dem Rücken des rechten Fußes eines erwachsenen Menschen

Die Anfertigung des Präparates ist die gleiche wie für die Abb. 20. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 9 siehe die Abb. 20; 10) zusätzlicher Bauch vom I. Typus zum M. interosus dorsalis I mit einer Zwischensehne; 11) N. fibularis profundus; 12) Fortsetzung des Stammes und 13) fibularer Ast des N. fibularis profundus; 14) Ästchen der Stammfortsetzung des N. fibularis profundus zum zusätzlichen Bauch; 15) Verzweigungen der in den Mittelfußknochenzwischenräumen verlaufenden Ästchen des N. fibularis profundus zu den Mm. interossei dorsales II, III et IV

ein anderes zieht in die Tiefe mit der *A. metatarsae perforans*; das proximalste dringt, sofern ein zusätzlicher Bauch des *M. interosseus dorsalis I* vorhanden ist, in diesen ein.

Es wurde ferner festgestellt, daß die Ästchen für die übrigen Mittelfußknochenzwischenräume von dem Ast des *N. fibularis profundus* abgehen, der fibularwärts verläuft und Zweige für die Innervation des *M. extensor digitorum et hallucis brevis* abgibt (s. Abb. 20 bis 22). Manchmal entspringt das Ästchen für den zweiten Zwischenraum vom Nervenstamm selbst. In der Regel sind zwei Ästchen vorhanden, die sich unter dem kurzen Zehenstrecker entweder selbständig oder als gemeinsames Stämmchen absondern und distalwärts auf den dorsalen Fußbändern zu den proximalen Teilen des 2. und 3. Mittelfußknochenzwischenraumes ziehen und sich dort in Verzweigungen auflösen. Die oberflächlichen Verzweigungen verlaufen an den *Aa. metatarsae dorsales* entlang, zu den Mittelfußknochenphalangealgelenken, während die tieferen in die *Mm. interossei dorsales* eindringen. Das Ästchen für den 4. Mittelfußknochenzwischenraum sondert sich meist von dem des 3. Mittelfußknochenzwischenraums ab (s. Abb. 20–22).

Bei der genauen Untersuchung der Verzweigung des *N. fibularis profundus* wurde festgestellt, daß alle 18 überzähligen Köpfe des *M. extensor digitorum brevis pedis*, die in 13 der untersuchten 23 Präparate vorkamen, von Ästchen innerviert werden, die von den Zweigen des Nerven für die Bäuche der kurzen Zehenstrecker abgehen. Jeder der zusätzlichen Bäuche des *M. interosseus dorsalis I* bekommt ein Ästchen von der Verlängerung des Stammes des *N. fibularis profundus* auf dem Fußrücken, das sich proximal von den Grundstücken der *Ossa metatarsi I. et II.* absondert. Zu den zusätzlichen Bäuchen des 2. und 3. *M. interosseus dorsalis* gehen Verzweigungen der Ästchen des *N. fibularis profundus* für die entsprechenden Mittelfußknochenzwischenräume und dringen in sie ein (s. Abb. 20 und 21).

Bei allen 10 Gliedmaßen, die nicht vom Arbeitsmaterial für die Dissektionsübungen stammten, konnte festgestellt werden, daß 1 bis 2 Ästchen von der Verlängerung des Stammes des *N. fibularis profundus* in den *M. interosseus dorsalis I.* eindringen. Ebenfalls wurde mit voller Sicherheit festgestellt, daß feine Verzweigungen der Ästchen des fibularen Astes desselben Nerven für die *Spacia interossea metatarsi II., III. et IV.* zu dem 2., 3. und 4. dorsalen

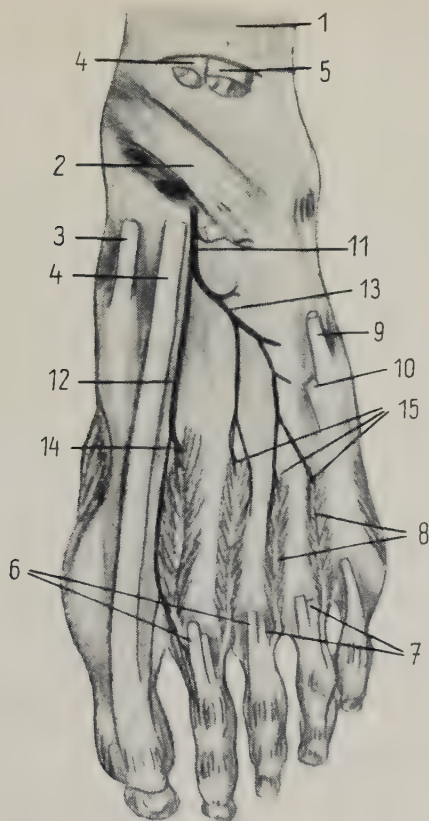


Abb. 22. Verzweigung des N. fibularis profundus auf dem Rücken des linken Fußes eines erwachsenen Menschen

Das Präparat ist auf gleicher Weise wie dieses für die Abb. 20 angefertigt. Wegen der Bezeichnungen von 1 bis 9 siehe die Abb. 20; 10) Endsehne des M. fibularis III; 11) N. fibularis profundus; 12) Fortsetzung des Stammes und 13) fibularer Ast des N. fibularis profundus; 14) Ästchen der Stammfortsetzung des N. fibularis profundus zum M. interosseus dorsalis I; 15) Verzweigungen der in den Mittelfußknochenzwischenräumen verlaufenden Ästchen des fibularen Astes zu den Mm. interossei dorsales II, III et IV

Zwischenknochenmuskel hinziehen, denen zusätzliche Bäuche fehlen (s. Abb. 21 und 22).

Aus den dargelegten Befunden geht ohne Zweifel hervor, daß die überzähligen Köpfe des M. extensor digitorum brevis pedis und die zusätzlichen Bäuche der Mm. interossei dorsales Zweige für ihre Innervation vom Nerven der Streckmuskulatur, dem N. fibularis profundus, erhalten und somit als abgespaltene Teile der kurzen Zehenstreckmuskeln zu deuten sind. Verzweigungen von den Äst-

chen dieses Nerven dringen auch in die dorsalen Bündel der Mm. interossei dorsales ein, denen zusätzliche Bäuche fehlen. Es ist anzunehmen, daß diese Bündel ebenfalls von der Streckmuskulatur abstammen und vollkommen in den Bestand der dorsalen Zwischenknochenmuskeln übergegangen sind.

Die überzähligen Köpfe des kurzen Zehenstreckers und die zusätzlichen Bäuche der Mm. interossei dorsales des Fußes wie die auf dem Handrücken vorgefundenen und im Kapitel II dieser Arbeit beschriebenen ähnlichen Muskelvarietäten bilden ihrer Größe und ihrem Entwicklungsgrad nach eine ununterbrochene Kette von Übergängen, und zwar von den gesonderten Muskelchen mit eigenen Sehnen bis zu den mit den dorsalen Zwischenknochenmuskeln fast völlig verschmolzenen Bündeln. Auf dem Fußrücken sowie auf dem Handrücken werden die überzähligen Muskelvarietäten — Köpfe und Bäuche — häufiger links als rechts angetroffen.

#### IV. Besprechung der Befunde

Wie die Ergebnisse der Untersuchungen an den unteren Extremitäten zeigen, gehen in den meisten Fällen (88,7%) die Sehnen der überzähligen Köpfe des M. extensor digitorum brevis pedis zur 2. Zehe. Dementsprechend vereinigen sich in der Mehrzahl der Fälle (77,6%) die zusätzlichen Bäuche mit den Zwischenknochenmuskeln derselben Zehe und dabei vorwiegend mit dem zweiten von ihnen. Diese Befunde gleichen den entsprechenden Befunden an den Händen, bei denen in 87,5% der Präparate mit kurzem oder überzähligem eigenem Fingerstrecker die Sehne dieses Muskels oder eine seiner Sehnen zum 3. Finger zieht und in 90% der Fälle mit zusätzlichen Bäuchen sich letztere den Mm. interossei dorsales ebenfalls des 3. Fingers anschließen. Die Untersuchung der Innervation der Varietäten sowohl an den Füßen als auch an den Händen ergab, daß sie von feinen Zweigen der Ästchen der Nerven der Streckmuskulatur dieser Extremitätenteile versorgt werden. Das eben angegebene Verhältnis der Varietäten zum 3., d. h. axialen Finger, wie zur 2., d. h. axialen Zehe, kann als Regel angenommen werden. Die unbestreitbare Ähnlichkeit der Lage, Innervation und teilweise auch der Form der sowohl an den Händen als auch an den Füßen häufig vorkommenden überzähligen Varietäten zeigt, daß die Muskulatur dieser Extremitätenteile einen Umbildungsprozeß durchgemacht hat und auch noch weiter durchmacht.

Neben der hier angedeuteten großen Ähnlichkeit existieren aber



auch manche Unterschiede zwischen der Muskulatur des Fußrückens und des Handrückens, und zwar sowohl in bezug auf deren normalen Zustand und Ausbildung als auch hinsichtlich der festgestellten Varietäten und Varianten. Auf dem Handrücken wird nur beim Menschen, sonst aber bei keinem anderen Säugetier als eine sehr seltene Varietät ein kurzer Fingerstrecker angetroffen (s. Abb. 4–6), während auf dem Fußrücken bei fast allen Mammalia, einschließlich des Menschen, ein solcher Muskel normal vorkommt. Andererseits haben die Zehen beim Menschen keine eigenen Strecker, die an der Hand normalerweise für den 2. und 5. Finger und in 13,6% der Fälle auch für den 3. Finger existieren (s. Abb. 1 und 2). Die Bäuche dieser eigenen Fingerstrecker, die neben dem allgemeinen Fingerstrecker und den Daumenstreckern entwickelt sind, befinden sich im Unterarm, und erst ihre Sehnen laufen zum Dorsum manus hin. Im Gegensatz hierzu ist der kurze Zehenstrecker (normal für die 2., 3. und 4. Zehe) bei allen Säugetieren gänzlich auf dem Dorsum pedis gelegen, d. h. sowohl sein aus einzelnen Bäuchen zusammengesetzter Muskelkörper als auch seine Endsehnen. In 82% der Fälle mit überzähligen Fingerstreckern handelt es sich um eigene Fingerstrecker, d. h. um Muskeln, deren Körper im Unterarm liegen, und nur in 18% um kurze Fingerstrecker auf dem Handrücken, welche bei anderen Säugetieren nicht angetroffen wurden. Gegenüber diesen Befunden an den Händen treten die überzähligen Streckmuskelpöfe für die Zehen in Form kleiner Muskelchen auf und liegen nur auf dem Fußrücken, teilweise oder ganz von den Bäuchen des normalen kurzen Zehenstreckers bedeckt (s. Abb. 16–18), und entspringen in der Nähe dessen Anfangs. Die überzähligen Köpfe kommen in 40,4% der Extremitäten vor, d. h.  $2\frac{1}{4}$ mal häufiger als die überzähligen Fingerstrecker (eigene und kurze zusammen),  $2\frac{3}{4}$ mal häufiger als die überzähligen eigenen Fingerstrecker und 12mal häufiger als die kurzen Fingerstrecker. Nach Lage, Bau, Form und Innervation stellen diese Köpfe unzweifelhaft abgespaltene Teile vom *M. extensor digitorum brevis pedis* dar, und ihr Vorhandensein deutet auf die Richtigkeit der Annahme hin, daß dieser Muskel einen Prozeß der Aufspaltung und Umformung durchmacht.

Die zusätzlichen Bäuche der *Mm. interossei dorsales* der Hand (48,9%) wurden  $1\frac{2}{3}$ mal häufiger als an den Füßen (29,7%) beobachtet (s. Abb. 7–11 und 17–18). Die Gesamtzahl der an den Händen angetroffenen Bäuche (108) übersteigt mit dem  $2\frac{1}{2}$ fachen

die Bäuche an den Füßen. Die größeren und gut ausgebildeten Bäuche vom I. Typs an den Händen sind  $1\frac{1}{2}$  mal weniger an der Zahl als die mehr distal entspringenden Bäuche des II. Typs; das umgekehrte Verhältnis liegt bei den Füßen vor, wo die Bäuche vom I. Typus, die den überzähligen Köpfen näherstehen, 3 mal häufiger angetroffen werden, als die vom zweiten. Bei den Händen vereinigen sich ungefähr  $\frac{1}{3}$  der Bäuche erst mit dem distalen Ende der Zwischenknochenmuskeln, während dies bei den Füßen nur  $\frac{1}{8}$ , d. h. 14 mal weniger Bäuche tun.

Die angeführten wesentlichen Unterschiede zwischen Händen und Füßen in bezug auf Form, Ausbildungsgrad und Verbreitung der überzähligen Muskelvarietäten dürften wohl auf die Anpassung dieser beiden Extremitäten beim Menschen zur Erfüllung verschiedener Funktionen infolge der im Laufe der Entstehungsgeschichte der Art Mensch erworbenen aufrechten Körperhaltung und aufrechten Ganges zurückzuführen sein. Die oberen Extremitäten werden als Greiforgane vervollkommenet und in den Arbeitsprozessen zur Ausführung komplizierter koordinierter Fingerbewegungen angelehrt und eingeübt. Die unteren Extremitäten werden als Bewegungsorgane des Körpers im Raume und auf die Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts spezialisiert, wobei die Beweglichkeit der einzelnen Zehen an Bedeutung abnimmt. Durch die Aneignung und ständige Ausführung dieser verschiedenen Funktionen im Laufe der Jahrtausende werden die bei den vierfüßigen Säugetieren und Affen bestehenden normalen Unterschiede zwischen der Muskulatur der vorderen und hinteren Extremitäten, beim Menschen abgeändert und weiter gesteigert. So entwickeln sich an der oberen Extremität des Menschen gut die Strecker für den Daumen, wobei für den 2. und 5. Finger die eigenen Strecker erhalten bleiben, während diese für den 4. und 3. Finger einer Rückbildung anheimfallen und bei einer geringen Anzahl von Individuen als Varietäten erscheinen (s. Abb. 1—3). Ihre Reste bilden sich als kurze Fingerstrecker und zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales um (s. Abb. 4—11). Weit häufiger gehen die sich zurückbildenden Streckmuskeln und deren Reste als überzählige Varietäten zum 3. Finger oder sie vereinigen sich mit den dorsalen Zwischenknochenmuskeln dieses Fingers (s. Abb. 1, 2, 4, 7, 8 und 9); nur vereinzelt und als äußerst seltene Ausnahme konnten solche Varietäten beobachtet werden, die zum 4. Finger gehören. Das verhältnismäßig seltenere Vorkommen überzähliger Fingerstrecker

(eigener und kurzer zusammen in 18,6%) und das viel häufigere Vorkommen zusätzlicher Bäuche zu den Mm. interossei dorsales zeigen, daß an der Hand der Reduktionsprozeß dieser Strecker, wie auch der Umbildungsprozeß der Streckmuskulatur überhaupt, weit fortgeschritten sind und sich Reste der sich zurückbildenden Streckmuskeln den Mm. interossei dorsales angeschlossen haben und schließlich vollkommen in ihnen aufgegangen sind. Die mannigfaltigen und zahlreichen Erscheinungen dieses weit fortgeschrittenen Umbildungsprozesses von Teilen der Fingerstrecker kann nur auf die weitere Vervollkommnung der oberen Extremität als Greiforgan und auf die dadurch bedingten größeren funktionellen Veränderungen zurückgeführt werden, die diese Extremität bei den Affen und Menschen durchgemacht hat. Diese Veränderungen werden von entsprechenden erheblichen Veränderungen des Aufbaus der Unterarm- und Handmuskulatur bei der aufsteigenden Säugetierreihe, d. h. von den niederen pentadaktylen Ordnungen bis zu den Primaten einschließlich, begleitet.

Wenn auch hier von einer ausführlicheren Besprechung der Phylogenese der Muskulatur der unteren Extremitäten abgesehen wird, so kann doch als sicher hervorgehoben werden, daß in der aufsteigenden Säugetierreihe die Muskeln des Unterschenkels und des Fußes verhältnismäßig geringeren Veränderungen unterworfen sind als die des Unterarms und der Hand. Diese Veränderungen werden dadurch gekennzeichnet, daß der laterale lange Streckmuskel der Zehen, *M. extensor digitorum pedis lat.*, bei den höheren Primaten nicht mehr als selbständiger Muskel erhalten bleibt, sondern mit dem langen Hauptstreckmuskel der Zehen verschmilzt. *M. extensor digitorum brevis pedis* wird bei allen Säugetieren angetroffen. Bei den Fleischfressern sind dessen Sehnen mit den schwach entwickelten Mm. interossei dorsales verwachsen. Die Teile dieses Muskels können also bei einigen Säugetierordnungen mit voller Berechtigung den zusätzlichen Bäuchen der Zwischenknochenmuskeln beim Menschen gleichgesetzt werden. Diese Angaben aus der Phylogenese der Streckmuskulatur des Unterschenkels und Fußes finden eine Stütze in dem Befund, daß beim Menschen in 5% der Fälle die eigenen normalen Bäuche des kurzen Zehenstreckers distal ausgebreitet sind und den Zwischenknochenmuskeln aufliegen (s. Abb. 19). Die in den meisten Fällen festgestellte verhältnismäßig geringe Größe der überzähligen Köpfe des *M. extensor digitorum brevis pedis* kann außerdem als Hinweis dafür gedeutet werden

daß durch ihre weitere Umbildung die zusätzlichen Bäuche der *Mm. interossei dorsales pedis* entstanden sind (s. Abb. 16–18). Im Endstadium der Umbildung sind diese Bäuche als dorsale Bündelchen in die Zwischenknochenmuskeln vollkommen aufgegangen.

Die vorhandenen Unterschiede zwischen den untersuchten Muskelvarietäten als Erscheinungen der Muskaturumbildungsprozesse der Endteile beider Extremitäten können mit dem verschiedenen Ablauf dieser Prozesse in der aufsteigenden Säugetierreihe erklärt werden, der seinerseits wiederum durch die entsprechende Anpassung zur Erfüllung ungleicher Funktionen bedingt ist.

### V. Untersuchungsergebnisse

Die unter Mitwirkung von Dr. L. Karagósov an 300 oberen und 159 unteren Extremitäten durchgeführten Untersuchungen über die Finger- und Zehenstrecker des Menschen haben folgende Ergebnisse gezeigt:

1. In 46 Fällen (15,3%) wurde ein eigener überzähliger Fingerstrecker, *M. extensor proprius accessorius*, angetroffen, dessen Körper im Unterarm gelegen ist. In 41 Präparaten (13,6%) handelte es sich um einen eigenen Strecker des 3. Fingers, der von einer Abzweigung des Ästchens des *Ramus profundus n. radialis* für den *M. extensor indicis proprius* innerviert wird (Abb. 1 und 2). Bei 5 Extremitäten (1,7%) wurde ein anderer überzähliger Strecker aufgefunden, dessen Körper zwischen dem *M. extensor indicis proprius* und dem *M. extensor pollicis longus* liegt und dessen Sehne sich auf dem Handrücken in zwei Äste teilt — je einen für den Zeigefinger und den Daumen (Abb. 3).

2. Die Tatsachen aus der vergleichenden Anatomie stützen die Auffassung, daß die beschriebenen, meist mit dem Körper des *M. extensor indicis proprius* verwachsenen Varietäten als Erscheinungen des Ausbildungsprozesses der Unterarmstreckmuskulatur bei den Primaten zu betrachten sind. Sie werden bei den Affen als normale Muskeln gefunden, die sich bei ihnen durch die Umbildung der zweiten Fingerstrecker der niederen Säugetiere (*M. extensor digitorum lat.* und *M. extensor indicis et pollicis*) infolge der Zunahme der funktionellen Bedeutung der radialen Finger — Daumen und Zeigefinger — entwickelt haben.

3. Bei 10 Extremitäten (3,3%) wurde ein kurzer Fingerstrecker, *M. extensor digitorum brevis manus* (manieux) beobachtet, der



distaler als die Varietäten der ersten Gruppe und zwar vorwiegend vom Boden des IV. Faches des Lig. carpi dorsale entspringt. In 7 Fällen geht die Endsehne des Muskels, der von einem Ästchen des N. interosseus antebrachii dorsalis innerviert wird, zu dem 3. Finger, in 2 Fällen — zum Zeigefinger und in einem Fall teilt sie sich in 3 Streifen, in je einen für den 2., 3. und 4. Finger (Abb. 4–6).

4. Die kurzen Fingerstrecker, die nur beim Menschen festgestellt wurden, können als stark reduzierte Teile der oben erwähnten zweiten Fingerstreckmuskeln der niederen Säugetiere betrachtet werden. In der Entwicklung der Menschenart haben diese Teile ihren Ursprung nach distal zum Boden des IV. Faches des Lig. carpi dorsale und dessen nächsten Umgebung auf dem Handrücken verschoben, während sie die Insertionsstellen der überzähligen eigenen Fingerstrecker, am häufigsten am 3. Finger, beibehalten haben.

5. Von 141 der untersuchten oberen Extremitäten in 69 (48,9%) wurden als andere überzählige Varietäten kleine zusätzliche Bäuche zu den Mm. interossei dorsales aufgefunden. Bei 34 Extremitäten wurde nur ein zusätzlicher Muskelbauch beobachtet, bei 32 je zwei, bei 2 je drei und bei einer Extremität vier. Von allen 108 zusätzlichen Bäuchen gehören 42 dem I. Typ (Ursprung: Handwurzelknochen und deren Bänder) und 66 dem II. Typ (Ursprung: Bases ossium metacarpi) an. 33 der Bäuche vom I. Typ (78,6%) und 37 der Bäuche des II. (56,1%) vereinigen sich mit dem distalen Ende der Zwischenknochenmuskeln, während 9 Bäuche des I. Typs und 29 des II. mit dem Körper dieser Muskeln verschmelzen (Abb 7–11).

6. Die Feststellungen, daß in den meisten Präparaten (fast 90%) mit zusätzlichen Bäuchen sich diese mit den Mm. interossei dorsales des 3., d. h. des axialen Fingers vereinigen und auch in der Mehrzahl der Fälle (87,5%) die Endsehnen der überzähligen Fingerstrecker zu demselben Finger hinziehen, können als Gründe für die Ansicht angenommen werden, daß die Bäuche aus reduzierten Mm. extensores breves hervorgegangen sind. Die letzteren haben sich im Laufe der Entwicklung der Menschenart verkleinert, ihre Selbständigkeit verloren und sich den Mm. interossei dorsales angeschlossen.

7. Die zusätzlichen Bäuche werden von dünnen Ästchen des N. interosseus antebrachii dorsalis versorgt, und folglich sind sie ihrer Herkunft nach als der Streckmuskulatur zugehörig zu betrachten. Dünne Abzweigungen der in den Mittelhandknochenzwischenräu-

men verlaufenden Ästchen desselben Nerven dringen in die oberflächlichen Bündel der dorsalen Zwischenknochenmuskeln ein, was für ein völliges Aufgehen von reduzierten zusätzlichen Bäuchen in den Bestand dieser Muskeln spricht (Abb. 12–15).

7. Bei 74 der untersuchten unteren Extremitäten (54,4%) wurden auf dem Dorsum pedis überzählige Köpfe des *M. extensor digitorum brevis*, distal ausgebreitete normale Bäuche desselben Muskels, zusätzliche Bäuche zu den *Mm. interossei dorsales* und gleichzeitiges Auftreten von je zwei von diesen Varietätenformen aufgefunden. Die bei 55 Präparaten (40,4%) beobachteten insgesamt 62 überzähligen Köpfe beginnen in der Nähe der Ursprünge des *M. extensor digitorum brevis* und sind als von ihm abgetrennte Teile zu betrachten. Die Endsehnen von 55 Köpfen (87,7%) gehen zur 2. Zehe, fünf zur 3. und zwei zur 4. Die zusätzlichen Bäuche sind der Form und Lage nach denen auf dem Handrücken ähnlich, kommen aber seltener als diese vor (in 27,9%). Die meisten von ihnen vereinigen sich mit den *Mm. interossei dorsales* der 2., d. h. der axialen Zehe (Abb. 16–19).

9. Alle bei 23 Füßen beobachteten überzähligen Köpfe des *M. extensor digitorum brevis* werden von kleinen Zweigen innerviert, die von den Ästchen des *N. fibularis profundus* für den genannten Muskel abgehen. Die zusätzlichen Bäuche bekommen je ein Ästchen von der Fortsetzung des Stammes desselben Nerven oder von seinen in den Mittelfußknochenzwischenräumen verlaufenden Zweigen. Dünne Abzweigungen derselben Herkunft dringen in die oberflächlichen Bündel der Zwischenknochenmuskeln ein, bei denen sich keine äußerlich abgrenzbaren zusätzlichen Bäuche feststellen lassen (Abb. 20–22).

10. Die Unterschiede zwischen der Hand und dem Fuß sowohl in bezug auf die normale Ausbildung der Muskulatur wie auch auf die Form, Verteilung und Häufigkeit der überzähligen und zusätzlichen Muskelvarietäten, die in der Arbeit beschrieben wurden, werden als Erscheinungen der Anpassung der beiden Extremitäten zur Ausübung verschiedener Funktionen im Laufe der sich während vieler Jahrtausende vollziehenden Entwicklung der Primaten betrachtet.

## VI. Zusammenfassung

Durch die unter Mitwirkung von Dr. L. Karagösovan 300 oberen und 159 unteren Extremitäten durchgeführten Untersuchungen

wurden folgende überzählige Varietäten am Unterarm und auf dem Hand- und Fußrücken ermittelt:

1. Überzählige eigene Fingerstrecker (in 15,3% der Fälle) und kurze Fingerstrecker (3,3%); die meisten von ihnen (87,5%) setzen am 3. Finger an (Abb. 1–6).

2. Überzählige Köpfe des *M. extensor digitorum brevis pedis* (40,4%), die in der Mehrzahl der Fälle (87,7%) zur 2. Zehe hinziehen (Abb. 16–18).

3. Zusätzliche Bäuche zu den *Mm. interossei dorsales* der Hand (48,9%), die sich in den meisten Präparaten (90%) mit den Zwischenknochenmuskeln des 3. Fingers vereinigen (Abb. 7–11).

4. Zusätzliche Bäuche zu den dorsalen Zwischenknochenmuskeln des Fußes (27,9%); die meisten von ihnen (74,4%) gesellen sich den Muskeln der 2. Zehe zu (Abb. 17 und 18).

Die eigenen Fingerstrecker können als Teile der umgebildeten zweiten Fingerstrecker der niederen Säugetiere betrachtet werden. Derselben Herkunft sind auch die kurzen Fingerstrecker, die von Ästchen des *N. interosseus antebrachii dorsalis* innerviert werden (Abb. 12). Die zusätzlichen Bäuche der *Mm. interossei dorsales* der Hand werden auch von Ästchen des genannten Nerven versorgt und sind sicherlich durch die Reduktion der kurzen Fingerstrecker entstanden, die ihre Selbständigkeit verloren haben (Abb. 13 und 14). Die zusätzlichen Bäuche der *Mm. interossei dorsales* des Fußes sind der Form und Lage nach denen auf dem Handrücken ähnlich, werden immer von Verzweigungen des Nerven der Streckmuskulatur (des *N. fibularis profundus*) innerviert, kommen aber seltener als diese vor (Abb. 20 und 21). In die oberflächlichen Bündel der *Mm. interossei dorsales* der Hand und des Fußes, bei welchen sich keine äußerlich abgrenzbaren zusätzlichen Bäuche feststellen lassen, dringen ebenfalls dünne Abzweigungen der Nerven der Streckmuskulatur — *N. interosseus antebrachii dorsalis* und *N. fibularis profundus* — ein, was für ein völliges Aufgehen der Streckmuskelreste in den Bestand der Zwischenknochenmuskeln spricht (Abb. 15 und 22).

Die Unterschiede zwischen der Hand und dem Fuß in bezug sowohl auf die normale Ausbildung der Muskulatur wie auch auf die Form, Verteilung und Häufigkeit der überzähligen und zusätzlichen Muskelvarietäten, die in der Arbeit beschrieben wurden, werden als Erscheinungen der Anpassung der beiden Extremitäten zur Aus-

übung verschiedener Funktionen im Laufe der sich während vieler Jahrtausende vollziehenden Entwicklung der Primaten betrachtet.

### Schrifttum

- Baudoin: Bull. de la Soc. d'Anthropol. Paris (1885). — Zit. nach Le Double. — Bragi: Presentazione di una rara varieta bilaterale del muscolo extensore proprio dell indice. Att. Acc. fisiol. Siena, 1939. — Nach Referat in Anat. Bericht, **40** (1940). — Bruni, A. C.: Recherche sui muscoli supranumerarii del dorso della mano nell'uomo. Arch. sc. med., vol. 30, 1906. — Nach Referat in Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., N. F., **14**, 3. Teil (1909). — Calori, L.: Mem. dell'istit. Accad. di Bologna, t. VIII, 1868. — Zit. nach Le Double. — Chudzinski: Bull. de la Soc. d'Anthropol. Paris, 1881. — Zit. nach Le Double. — Cruveilhier, J.: Traité d'Anatomie descriptive, vol. I. P. Asselin, Paris, 1887. — Curnow: Journ. of Anat. and Physiol., vol. 11, 1876. — Zit. nach Le Double. — Devies-Colley, Taylor and Dalton: Guys Hospital Reports, 1872. — Zit. nach Le Double. — Ellenberger und Baum: Anatomie der Haustiere, XVIII. Aufl. J. Springer, Berlin, 1943. — Fontes, V.: Note sur le muscle manieux. C. r. Ass. Anat., 28-ème Réunion, Lisbona, 1933. — Fontes, V.: Arq. anat. antrop., Lisboa, 16, 1934. — Nach Referat in Anat. Ber., 34 (1937). — Frohse, F. und Fränkel, M.: in Bardelebens Handbuch d. Anatomie d. Menschen, Bd. 2 (Muskeln). G. Fischer, Jena, 1908. — Gegenbaur, C.: Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen, Bd. I. W. Engelmann, Leipzig 1910. — Gruber, W.: Über d. konstanten M. extensor pollicis et indicis. Virchow's Arch., 86 (1881). — Gruber, W.: Beobachtungen d. menschlichen und vergleichenden Anatomie. Berlin, 1881. — Zit. nach Le Double. — Gruber, W.: Über d. z. Extensor poll. et indicis singularis gewordene Extensor pollicis longus. Virchow's Arch., **90** (1882). — Hartmann, R.: Les singes anthropoides et l'homme. Paris, 1886. — Henle, J.: Handbuch der Muskellehre d. Menschen. Braunschweig, 1871. — Humphry: Journ. of Anat. and Physiol., vol. II, 1867. — Zit. nach Le Double. — Kadanoff, D.: Erscheinungen d. Umbildungsprozesses der Muskulatur. Medizinische Letopissi, Heft 10, 1948 (bulgarisch). — Koster: De la signification génétique des Muscles extenseurs des doigts. Arch. néerl. d. sc. exactes et natur. Harlem (1879). — Zit. nach Testut. — Le Double, A. F.: Variations morphologiques des muscles de la main. Schleicher, Paris, 1895. — Le Double, A. F.: Traité des Variations du système musculaire de l'homme, t. II. Schleicher, Paris, 1897. — Lucien, M.: L'indépendance des faisceaux constitutifs du muscle pedieux. C. r. soc. Biol., 1909. — Nach Ref. in. Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., N. F., **15** (1911). — Luschka H.: Die Anatomie d. Glieder d. Menschen. H. Laupp, Tübingen, 1865. — Macalister: Trans. of the roy. irish. Acad., vol. XXV, 1872. — Zit. nach Le Double. — Mayeur et Souligoux: Bull. de la Soc. anat. de Paris, fasc. 4 (1896). — Nach Ref. in Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., N. F., **2** (1897). — Meineri, L.: Sui muscoli dorsali del piede dell uomo. Mem. R. akad. scienc. Torino, Ser. II, T. 63, 1913. — Zit. nach Testut. — Morestin, H.: Bull. de la Soc. anat. Paris, 1894 et



1896. — Nach Ref. in Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., N. F., 2 (1897). — Mouchet, A. et Noureddine, A.: Muscle manieux. Ann. anat. pathol. et anat. norm., t. 5, 1928. — Nach Referat in Anat. Ber. 12 (1928). — Poirier et Meunier: Bull. de la Soc. anat. Paris, V-eme Ser., fasc. I, 1887. — Zit. nach Le Double. — Poirier et Charpy: Traité d'Anatomie humaine, T. II, fasc. I. Masson, Paris, 1904. — Rauber-Kopsch: Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen, Bd. I, XVI Aufl. G. Thieme, Leipzig, 1940. — Reid and Taylor: Saint Thomas Hospital Reports, 1879. — Zit. nach Le Double. — Richard: Ann. des scienc. nat., Ser. III, t. XVIII, 1851. — Zit. nach Le Double. — Sappey, Ph.: Traité d'Anatomie descriptive, t. 2. A. Delahaye, Paris, 1889. — Sébilleau et Faure: Bull. de la Soc. anat. de Paris, V-eme Ser., 1887. — Zit. nach Le Double. — Strauß, W.: The phylogeny of the human forearm extensors. Human Biol., 1941. — Strauß-Dürekheim: Anatomie du chat. Tome II. Zit. nach Le Double. — Tenchini, L.: Di uno nuovo muscolo supranumerario dell'antebrazzo umano. Monit. zool. ital., 13, 1902. — Nach Ref. in Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., N. F. 8 (1903). — Testut, L.: Traité d'Anatomie humaine, t. I. O. Doin, Paris, 1928. — Testut, L.: Traité des anomalies musculaires. O. Doin, Paris, 1884. — Vilhena, H.: Le muscle surnuméraire extenseur comm. du pouce et de l'index. C. r. Ass. Anat., 28 — ème Réunion. Lisbona, 1933. — Willan, R.: The action of the extensor, lumbrical and interosseous muscles. Anat. Anz. 42 (1912). — Wood: Proceedings of the Roy. Soc. London, 1865–1868. — Zit. nach Le Double. — Zimmerl, Bruni et Prezioso: Trattato di Anatomia veterinaria, vol. I. F. Vallardi, Milano, 1929. — Ždanov, D. und Popoff, D.: M. extensor digitorum brevis manus. Woprossi anatomii. Arbeiten des Leningrader san.-hygien. med. Institutes, III (1949) (russisch).

Prof. Dr. D. Kadanoff,  
Sofia, 21, ul. Elin Pelin, 18

*Aus dem Anatomischen Institut der Humboldt-Universität zu Berlin  
(Direktor: Prof. Dr. Dr. A. Waldeyer)*

## **Die morphologisch-funktionellen Beziehungen zwischen Aorta und Trunci lumbales, Cisterna chyli, Ductus thoracicus beim Hund<sup>1</sup>**

Von

**H.-J. Kretschmann**

Mit 12 Abbildungen

(Eingegangen am 27. Mai 1957)

Funktionelle Beziehungen zwischen der Aorta und den Hauptlymphstämmen sind in der Literatur schon öfters angedeutet worden. Als erster hat wohl Heller (1869) das Problem aufgeworfen, ob und wie stark die Aortenpulsation den Lymphstrom beeinflusst. Tendeloo (1925) führt in seiner Zusammenstellung der Faktoren des Lymphstromes die Aortenpulsation nicht als Faktor an. Die neuesten Untersuchungen stammen von Kubik (1952). Auf Grund seiner Arbeiten und der von Asher, Funaoka, Yamahuchi, Fujita, Tachihava, Drinker, Field u. a. führt er an, daß die Lymphzirkulation abschnittsweise unter dem Einfluß verschiedener Faktoren steht. Er unterteilt in vier Abschnitte: Gliedmaßen, Bauchhöhle, Brusthöhle, Kopf-Hals-Gebiet. Die Hauptfaktoren sind bei den Gliedmaßen die Muskeltätigkeit, im Bauchhöhlengebiet die Bewegungen des Darmes, bei einzelnen Organen die Verschiebung der Organe und die Bauchpresse, im Brusthöhlengebiet die Saugwirkung der Atmung und im Kopf-Hals-Gebiet die Atmung und Muskeltätigkeit. Der Einfluß des Pulses auf den Lymphstrom wird dabei nicht erwähnt.

Nichtsdestoweniger gibt es analoge Verhältnisse zwischen Arterien und Lymphgefäßen und zwischen Arterien und Venen, die zu einer Untersuchung dieses Problemkreises ermutigen. 1936 brachten Schade und Hepp im Modellversuch Beweise für die

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

Wahrscheinlichkeit einer arterio-venösen Koppelung, deren morphologisches Substrat v. Lanz, Kressner und Schwendemann in der gemeinsamen Gefäßscheide sahen. Die Untersuchungen des genauen Faserverlaufes und Modellversuche bestätigten diese Ansicht. Auch eine neue, sehr gründliche Arbeit von Klaus Goerttler (1953) findet, daß der systemartige Bau der gemeinsamen Gefäßscheide von Arterie und Vene sehr geeignet ist, jede Druckschwankung der Arterie auf die Vene zu übertragen.

Von diesen Arbeiten ausgehend, erschien es mir wichtig, zuerst einmal makroskopisch die genauen Bindegewebsbeziehungen der Aorta zu den Lymphgefäßen zu untersuchen.

### Material und Methodik

20 mittelgroße Hunde wurden durch elektrischen Strom getötet und durch einen Bauchmedianschnitt geöffnet. Die Lnn. mesenterici caudales wurden mit Hilfe einer 3-Ring-Rekordspritze und feinen Spezialkanülen der Fa. MGF, Berlin N 4, Chausseestraße, angestochen und von dort aus die efferenten Lymphbahnen mit einer Gerotamischung injiziert. Dabei ist zu beachten, daß das Kopfende der Tiere nicht nach unten hängt, weil sonst die Injektionsmasse sehr leicht in die großen Venenstämme abläuft. Eine Stunde nach der Injektion fixierten wir die Tiere von dem kaudalen Ende der Aorta aus mit 2,5 %igem Formalin. Präpariert wurde mit der Carl-Zeiss-Lupe. Dabei stellte sich heraus, daß nur bei 15 Hunden die injizierten Lymphgefäße gut gefüllt waren.

Photographiert wurde mit der Practika, Tessar 1:2,8. Die meisterhaften Zeichnungen stellte Herr Frank-Renée her. Herrn Oberpräparator Seifert habe ich für viele wertvolle, technische Ratschläge zu danken.

### Beschreibung der Befunde

Zuerst werde ich die Lymphgefäße bzw. -stämme und deren topographische Lage zu den arteriellen Gefäßen von den untersuchten Gebieten beschreiben, als zweites die Bindegewebsverhältnisse zwischen Lymphgefäßen bzw. -stämmen und den arteriellen Gefäßen.

1. Bei der Injektion in die Lnn. mesenterici caudales (oder Lnn. colici sinistri nach Baum) läuft die Injektionsmasse in die Vasa efferentia, von dort in die Lnn. ilici mediales und anschließend in die Trunci lumbales oder auch direkt in die Trunci lumbales. Diese Lymphgefäße vom Hund Nr. 19 haben wir in Abb. 1 etwas vereinfacht dargestellt. In diesem Fall war von den Lnn. ilici mediales nur der rechte gefüllt.

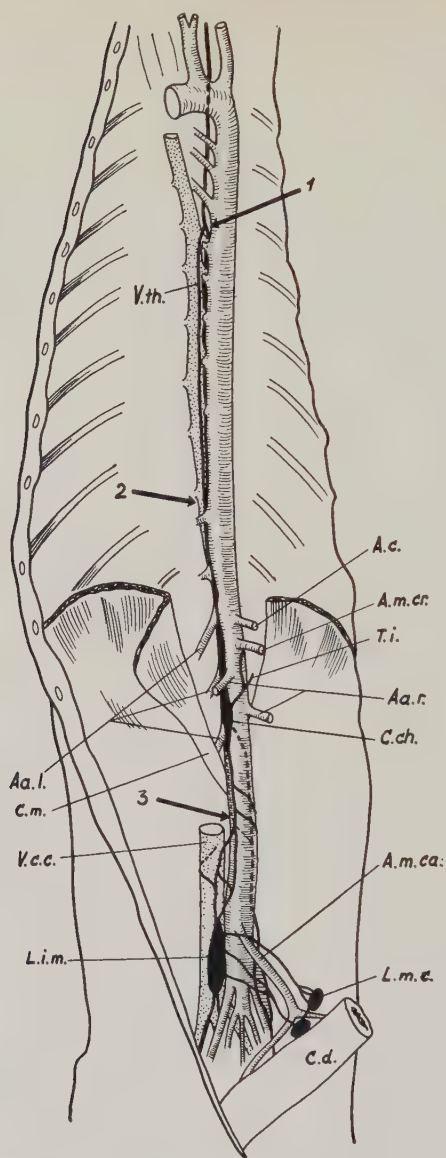


Abb. 1. Schräge Frontalansicht auf einen Retrositus vom Hund Nr. 19. Der Blick aufs Präparat ist von ventrolateral rechts nach dorsolateral links gerichtet. Die bei diesen Untersuchungen injizierten Lymphgefäße bzw. -stämme sind vereinfacht dargestellt

Aa. l.	= Aa. lumbales	C. m.	= Crus mediale der Pars lumbalis des Diaphragma
Aa. r.	= Aa. renales	L. i. m.	= Lnn. ilici mediales
A. c.	= A. coeliaca	L. m. c.	= Lnn. mesenterici caudalis
A. m. cr.	= A. mesenterica cranialis	T. i.	= Truncus intestinalis
A. m. ca.	= A. mesenterica caudalis	V. c. c.	= V. cava caudalis
C. ch.	= Cisterna chyli	V. th.	= V. thoracica longitudinalis dextra
C. d.	= Colon descendens		



Im Bereiche des lockeren Bindegewebes vor und zu Seiten der Aorta waren 4 Lnn. lumbales aortici injiziert. Zwei kleinere lagen ventral im kaudalen Teil der Aorta abdominalis unterhalb der Aa. renales, zwei größere Lymphknoten lateral zwischen A. renalis sinistra und A. mesenterica cranialis. Diese Lymphknoten sind zur Vereinfachung der Abb. 1 nicht mit eingetragen worden.

Auf der linken Seite geht aus dem Ln. ilicus medialis bald ein einheitlicher Stamm hervor, der dorsal verläuft und in der Abb. 1 punktiert dargestellt ist, wogegen rechts aus dem Ln. ilicus medialis zahlreiche Vasa efferentia hervorgehen, die untereinander ein Netz bilden, das auf der Vena cava caudalis liegt. In diesem Netz verlaufen anfangs zwei dickere Stämme, die sich bald zu einem Hauptstamm vereinigen. Dieses Lymphgefäßnetz wendet sich mit seiner Hauptrichtung nach links und erreicht in Abb. 1 bei Punkt 3 die Ventralfläche der Aorta. Außer diesen beiden Hauptstämmen zieht rechts auf der dorsolateralen Seite der Aorta ein kleinerer Nebenast nach kranial. In der Abb. 1 ist er punktiert dargestellt. Zwischen diesen einzelnen Stämmen bestehen reichlich Anastomosen, so daß kranial von Punkt 3 der Abb. 1 „die Lymphgefäße die Aorta umspinnen“, wie Baum es einmal ausgedrückt hat.

Im Gebiet der Trunci lumbales fanden wir in 6 Fällen als Nebenfund verschieden große, sackartige Erweiterungen der Lymphgefäße bzw. -stämmen, die man „Nebenzisternen“ nennen könnte. Zweimal beobachteten wir solche Nebenzisternen an der Mündungsstelle der Vasa efferentia der Lnn. mesenterici caudales in die Trunci lumbales, zweimal an der Mündungsstelle des Truncus intestinalis und zweimal etwa in der Mitte der Trunci lumbales, wo an einer Stelle mehrere Äste des Truncus lumbalis konfluieren. Solch eine Nebenzisterne ist in Abb. 2 photographisch und in Abb. 3 zeichnerisch dargestellt. In Abb. 3 ist in diese Nebenzisterne „Truncus lumbalis dexter“ eingezeichnet. Diese Nebenzisternen traten bei einer großen oder kleinen Cisterna chyli auf.

Die zwei Trunci lumbales und der kleinere Nebenast münden in eine sehr schmale, dorsal von der Aorta gelegene Cisterna chyli, die von ventral-kranial her Äste des Truncus intestinalis aufnimmt. Die Cisterna chyli liegt im Hiatus aorticus und beginnt etwa 1 cm kranial vom kaudalsten Punkt des Crus mediale der Pars lumbalis des Diaphragma. Um 3 rechte Lumbalarterien bildet die Cisterna chyli sogenannte Inseln, d. h., die Austrittsstellen der 3 Lumbalarterien werden von der Cisterna chyli umschlossen.

Dorsal von der Aorta geht aus der Cisterna chyli ein einheitlicher Ductus thoracicus hervor, der sich aber in Höhe der 12. Rippe in zwei Äste aufteilt. Der rechte Ast verläuft lateralventral von den Aa. intercostales dextrae, der linke Ast dorsal von der Aorta. In Höhe der 7. Rippe vereinigen sich beide Äste (s. Punkt 1, Abb. 1). Der Ductus thoracicus zieht dann als ein Stamm dorsal der Aorta und wendet sich in Höhe des 4. Brustwirbels auf die linke Seite.

Wie schon Baum, beobachteten auch wir erhebliche individuelle Unterschiede bei den untersuchten 15 Tieren. So sind die Beziehungen der Lnn. mesenterici caudales zu den Lnn. ilici mediales sehr unterschiedlich. Dreimal füllten sich die Lnn. ilici mediales nicht von den Lnn. mesenterici caudales aus. Die Vasa efferentia der letzteren mündeten direkt in die Trunci lumbales. Viermal füllten sich die Lnn. ilici mediales auf beiden Seiten, achtmal nur auf einer Seite (dreimal rechts — als Beispiel Hund Nr. 19 — und fünfmal links).

Ebenso unterschiedlich sind die Beziehungen der Lnn. mesenterici caudales zu den Lnn. lumbales aortici. Diese Lymphknoten erhalten entweder feine direkte Lymphbahnen von den Lnn. mesenterici caudales oder indirekte über die Lnn. ilici mediales. Die Lnn. lumbales aortici liegen häufig ventral von der Aorta, caudal vom Abgang der Aa. renales oder auch dorsal und seitlich von der Aorta zwischen der Wirbelsäule und den seitlich abgehenden Aa. lumbales. Es fanden sich bei den einzelnen Tieren bis zu 6 injizierte Lymphknoten.

Aus den Vasa efferentia der Lnn. mesenterici caudales direkt oder erst aus den Vasa efferentia der Lnn. ilici mediales gehen die Trunci lumbales hervor. Die Zahl der Hauptstämme festzulegen, ist oft schwierig, weil sie manchmal konfluieren oder sich in zwei oder mehrere Äste aufteilen. Dazu kommen zwischen den einzelnen Hauptstämmen mehr oder minder reichliche Anastomosen. Es wird deshalb verständlich, daß man auf Querschnitten in den einzelnen Höhen mitunter eine verschieden große Zahl von Hauptstämmen antreffen kann. Trotzdem haben wir versucht, die komplizierten Gefäßverhältnisse zu schematisieren.

Von den 15 untersuchten Tieren fanden sich neunmal zwei Trunci lumbales. Ihre Lage zur Aorta ist unterschiedlich. Ein Stamm, meistens der stärkere, lag dorsal von der Aorta, der andere ventral (zweimal) oder lateral rechts (zweimal). Lag der eine Hauptstamm in den übrigen Fällen dorsallateral links, dann befand sich der an-

dere dorsal (einmal), dorsallateral rechts (zweimal), lateral rechts (einmal) oder ventral (einmal). Dreimal fand sich nur ein Hauptstamm. Er lag dann immer dorsal von der Aorta. Drei Trunci lumbales fanden sich bei den 15 Tieren dreimal. Von den 3 Trunci verliefen zwei dorsal und einer ventral.

Eine Cisterna chyli fanden wir bei allen Hunden. Sie war aber außerordentlich schwankend in ihrer Größe und Form. Die Cisterna chyli liegt nicht als plattes Gebilde auf der Wirbelsäule, sondern schmiegt sich der Aorta an, die die Cisterna chyli an ihren breitesten Stellen bis zu einem Viertel oder sogar bis zur Hälfte — bei den einzelnen Tieren unterschiedlich — umhüllt. In der überwiegenden Zahl (11 Fälle) lag die Cisterna dorsal bis lateral rechts von der Aorta, seltener (4 Fälle) reichte sie von dorsal nach lateral rechts und lateral links von der Aorta. In jedem von uns untersuchten Fall fanden wir Inselbildungen der Cisterna chyli um die Aa. lumbales. Entsprechend der topographischen Lage der Cisterna chyli zur Aorta (s. o.) fanden sich an den rechten Aa. lumbales immer Inseln, und zwar bildete jede Cisterna chyli um mindestens 2 und höchstens 4 Aa. lumbales dextrae Inseln, insgesamt 50 Inseln. Bei den 15 Tieren kann man also im Durchschnitt mit 3 Inseln um die rechten Aa. lumbales rechnen. Links bildeten nur in 4 Fällen die Cisternen Inseln um die linken Aa. lumbales, je einmal mit 1 und 2 und zweimal mit 3 Inseln. An den Inseln kann man regelmäßig feststellen, daß an dieser Stelle die Cisterna chyli besonders fest an der Aorta bindegewebig verankert ist. Dies kann man leicht feststellen, wenn man an diesen Stellen versucht, die Wand der Cisterna chyli von der Aorta loszuzupfen.

Die Cisterna chyli liegt mit ihrem größten Teil immer im Hiatus aorticus. Sie beginnt kaudal in wechselnder Höhe. In 7 Fällen beginnt sie bereits bis zu 2 cm kaudal vom tiefsten Punkt des rechten Zwerchfellschenkels, in 4 Fällen genau an seinem kaudalen Ende und in 3 Fällen bis zu 1 cm kranial davon. Das rechte und linke Crus mediale des Zwerchfells bilden um die Aorta und damit auch um die Cisterna chyli einen festen, torbogenartigen Ring.

Aus dem kranialen Ende der Cisterna chyli geht in fast  $\frac{3}{4}$  der Fälle (11 Fälle) ein einheitlicher Ductus thoracicus hervor. Dieser einheitliche Ductus thoracicus teilt sich meistens (9 Fälle) in Höhe des 12. bis 4. Brustwirbels unterschiedlich lang in 2 Hauptäste, deren topographische Lage verschieden ist. Siebenmal zog der rechte Hauptast lateral rechts von den Aa. intercostales dextrae,

der linke Hauptast dorsal von der Aorta. Einmal befand sich der eine Hauptast lateral links von den Aa. intercostales sinistrae, während der rechte, andere Hauptast dorsal von der Aorta lag. Einmal teilte sich der Hauptstamm in 3 Hauptäste auf, wobei der rechte Hauptast lateral rechts von den Aa. intercostales dextrae, der mittlere dorsal von der Aorta und der linke lateral links von den Aa. intercostales sinistrae lag.

Dreimal wurden gleich von der Cisterna chyli an 2 Hauptäste beobachtet, die dann aber in Höhe zwischen 6. bis 4. Brustwirbel wieder konfluieren. Einmal bestand der Ductus thoracicus aus 4 Hauptästen, die sich in Höhe des 6. Brustwirbels zu zwei Ästen vereinigten.

2. Die Vasa efferentia der Lnn. mesenterici caudales verlaufen leicht geschlängelt im Bindegewebe zu seiten der A. und V. mesenterica caudalis. Teilweise liegen die Lymphgefäße an der Gefäßscheide der A. und V. mesenterica caudalis, größtenteils verlaufen sie aber weiter seitlich außerhalb.

Die Vasa afferentia und efferentia der Lnn. lumbales aortici liegen nicht in der Gefäßscheide der Aorta, sondern regellos im lockeren Binde-Fett-Gewebe zu seiten der Aorta. Als Varietät fanden sich beim Hund Nr. 17 in Höhe des 2. Lumbalwirbels 2 kleine Lymphknoten mit einem Durchmesser von 2 bis 3 mm, die im Truncus lumbalis sinister eingeschaltet waren, innerhalb der Gefäßscheide der Aorta. Man bezeichnet solche Lymphknoten im allgemeinen als Lnn. lumbales aortici. Da sie Durchgangsstationen des Truncus lumbalis sind, sollte man sie besser Lnn. trunci lumbalis nennen.

Das in Abb. 1 beschriebene, aus dem Ln. ilicus dexter hervorgehende Lymphgefäßnetz ist auf der V. cava caudalis durch Bindegewebsfasern der Lymphgefäßwand eng mit der Venenwand verbunden. Der aus dem Netz hervorgehende Truncus lumbalis, der in Abb. 1 ventral, in anderen Fällen auch lateral rechts auf der Aorta liegt, ist in diesem Bereich locker mit der Aorta verbunden. Erst etwa von der Mitte der Bauchaorta an liegen sämtliche Lymphgefäßstämme innerhalb der Gefäßscheide der Aorta. Die dorsalen Lymphgefäßstämme liegen immer schon im kaudalen Teil der Bauchaorta innerhalb der Gefäßscheide der Aorta, und zwar etwa eine Wirbelhöhe oberhalb der Lnn. ilici mediales. Diese Gefäßscheide ist unterschiedlich dick, dorsal ist sie im allgemeinen etwas



dicker als ventral. Sie besteht aus Bindegewebszügen oder auch aus Bindegewebsfasern in Scherengitterform. Die genauere histologische Analyse ist einer weiteren Arbeit vorbehalten.

In Abb. 2 (Photo) und Abb. 3 (Zeichnung) ist die durch Entfernung der V. cava caudalis von rechts sichtbar gewordene Aorta mit dem auf ihr liegenden Truncus lumbalis dargestellt. Die Aorta und der Truncus lumbalis werden durch die Gefäßscheide umhüllt, die so zart und durchsichtig ist, daß der mit Injektionsmasse gefüllte Truncus lumbalis dexter sichtbar ist. Er teilt sich um die A. lumbalis dexter III (Inselbildung). Im Vordergrund vor der Aorta sieht man auf das Binde-Fett-Gewebe des M. psoas, in das zur späteren Anheftung der Gefäßscheide zwei Nadeln gesteckt wurden.

In Abb. 4 und 5 ist die Gefäßscheide in der ventralen Mittellinie der Aorta (in Abb. 2 und 3, also auf dem oberen mittleren Rand der Aorta) geschlitzt, von der Aorta abpräpariert und wie eine Membran auf die zwei Nadeln (vgl. Abb. 2 und 3) hochgezogen und gespannt worden. In der Gefäßscheide liegt der Truncus lumbalis dexter mit seinen Ästen. Durch die unterschiedliche Spannung der Gefäßscheide, besonders an den freien Enden der Nadeln, sind vor allem die kleineren Lymphgefäße stärker verzogen und teilweise abgeknickt, womit deutlich gezeigt wird, wie fest die Lymphgefäßäste mit der Gefäßscheide verbunden sind. Bei der Präparation ließen sich außer dieser Gefäßscheide noch feinere Fasern nachweisen, die von der Lymphgefäßwand zur Aortenwand zogen.

Auch die Cisterna chyli und der Ductus thoracicus in seinem Anfangsteil liegen der Aorta eng an und werden von einer gemeinsamen Gefäßscheide umgeben, die bei ganz frischen Präparaten durchsichtig ist und nach kurzem Antrocknen einige Strukturen erkennen läßt. In Abb. 6 sieht man beide Stadien nebeneinander. Abb. 6 und 7 zeigen den kranialen Teil einer relativ großen Cisterna chyli vom Hund Nr. 6, aus der der Anfangsteil des Ductus thoracicus hervorgeht und um die A. lumbalis I eine Insel bildet. Im Vordergrund zieht das Crus mediale der Pars lumbalis des Diaphragma. In Abb. 8 und 9 ist die zarte Gefäßscheide von der Aorta, Cisterna chyli und Ductus thoracicus wegpräpariert und auf das Crus mediale zurückgeschlagen. Von dieser zurückgeschlagenen Gefäßscheide ziehen Fasern zur Wand der Cisterna chyli und des Ductus thoracicus, die am Übergang von Cisterna chyli und Ductus thoracicus eine Scherengitterform zeigen.

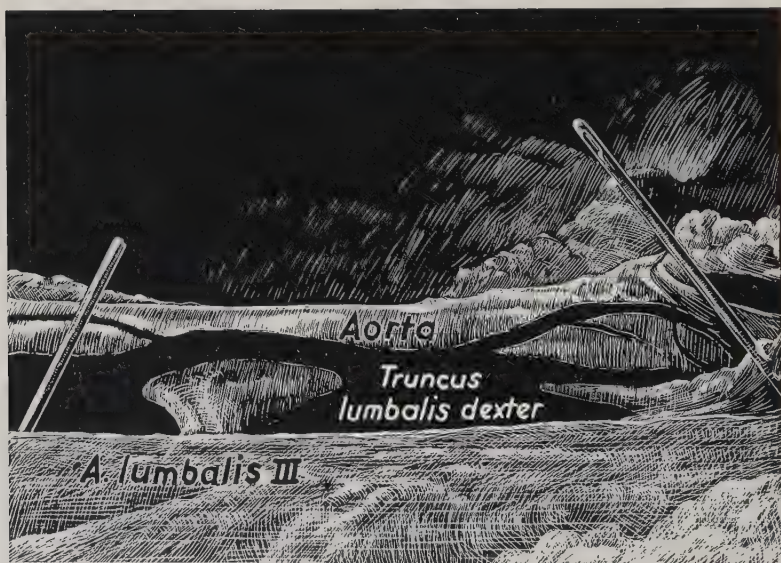
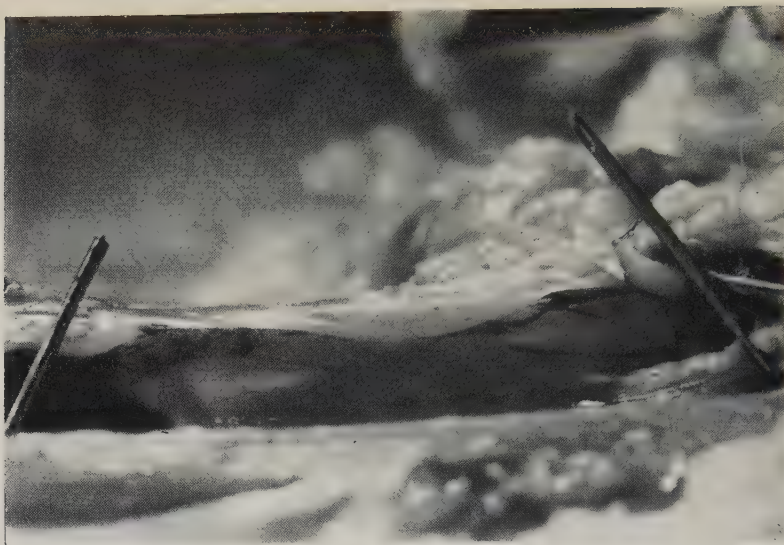


Abb. 2 und 3. Seitliche Ansicht der Bauchaorta von rechts in Höhe zwischen den Aa. renales und der A. mesenterica caudalis. Eng auf der Aorta liegt der mit tiefblauer Gerotamasse gefüllte Truncus lumbalis, der um die A. lumbalis dexter III eine Insel bildet. Rechts daneben eine Nebenzisterne. Näheres im Text. Vergrößerung 5fach.



Abb. 4 und 5. Das gleiche Präparat wie in Abb. 2 und 3. Es wurde nur die Gefäßscheide in der ventralen Mittellinie der Aorta (in Abb. 2 und 3 oberer mittlerer Rand der Aorta) geschlitzt, abpräpariert nach lateral (in Bild nach vorn) geschlagen und auf die 2 Nadeln gespannt. Näheres im Text. Vergrößerung 5fach.



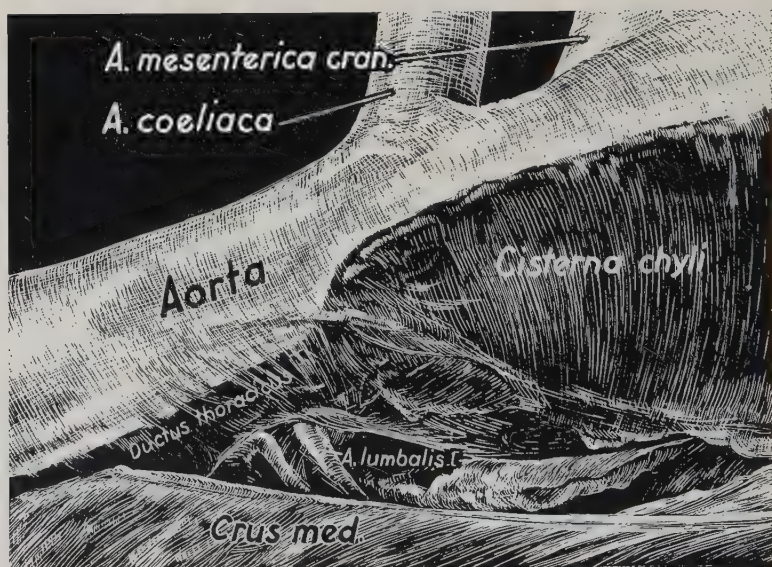


Abb. 6 und 7. Seitliche Ansicht der Aorta von rechts in Höhe des Hiatus aorticus. Auf der Aorta innerhalb der nur in zarten Strukturen sichtbaren Gefäßscheide liegt der kraniale Teil der Cisterna chyli und der Anfangsteil des Ductus thoracicus, der um die A. lumbalis I eine Insel bildet. Näheres im Text. Vergrößerung 5fach.



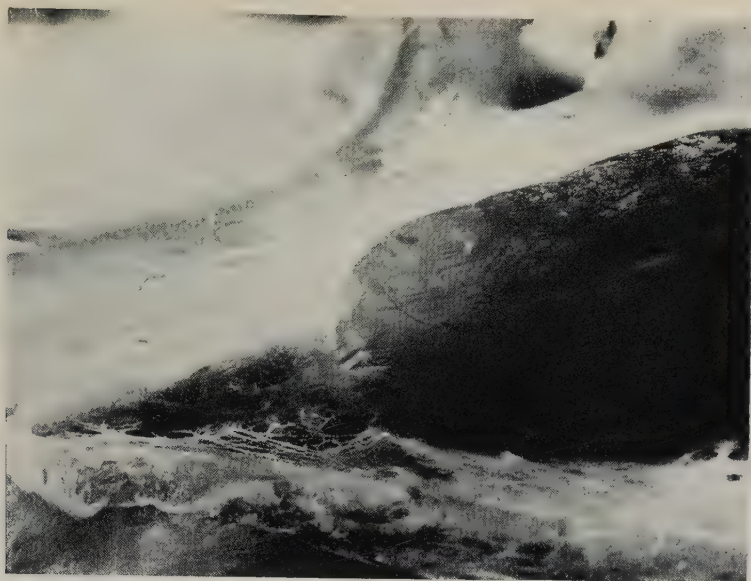


Abb. 8 und 9. Das gleiche Präparat wie in Abb. 6 und 7. Die Gefäßscheide der Aorta wurde von ventral (im Bilde oben) abpräpariert und nach lateral (im Bilde vorn) auf das Crus mediale des Zwerchfelles geschlagen. Die Scherengitterform der Fasern ist an der Übergangsstelle der Cisterna chyli und des Ductus thoracicus besonders deutlich. Vergrößerung 5fach.

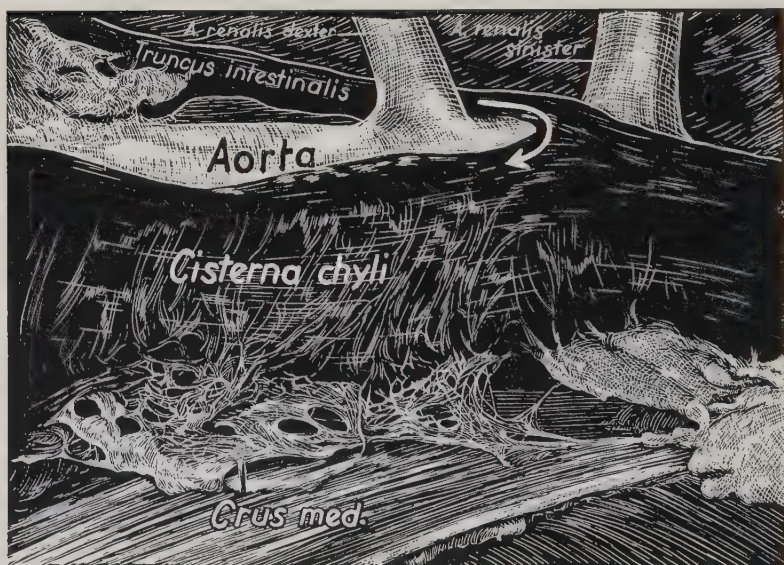


Abb. 10 und 11. Seitliche Ansicht der Aorta von rechts in Höhe der Aa. renales. Im Vordergrund das Crus mediale der Pars lumbalis des Diaphragma. Auf der Aorta liegt der Mittelteil der Cisterna chyli, in die, von kranial kommend, der Truncus intestinalis mündet. Die A. renalis dexter ist nach ventral gezogen. Es zeigt sich ein Fasergeflecht vom Crus mediale, das in die Wand der Cisterna chyli einstrahlt. Vergrößerung 5fach.

Bindegewebsfasern, die vom Crus mediale des Zwerchfells in die Cisterna-chyli-Wand einstrahlen, fanden sich bei allen Tieren. Vom Hund Nr. 6 wurden solche Bindegewebsstrukturen in Abb. 10 photographisch dargestellt. Man blickt von lateral rechts in Höhe der Aa. renales auf die Aorta, auf der der Mittelteil der Cisterna chyli liegt. Die Aa. renalis dexter ist nach ventral gezogen. Im Vordergrund zieht das Crus mediale der Pars lumbalis des Diaphragma von rechts nach links, von dem ein Fasergeflecht in die Wand der Cisterna chyli einstrahlt.

Die oben beschriebene Gefäßscheide des Anfangsteils des Ductus thoracicus und der Aorta verliert sich meistens kranial vom 13. Brustwirbel allmählich. Der meist doppelte Ductus thoracicus entfernt sich etwas von der Aorta, und die Fasern der gemeinsamen Gefäßscheide werden allmählich immer spärlicher, um etwa vom 8. Brustwirbel an fast vollständig zu fehlen.

Bei den fetten Tieren wurde besonders auf die genaue topographische Ablagerung des Fettes geachtet. Bei sehr fetten Tieren findet sich das Fett nur zum geringen Teil innerhalb der beschriebenen Gefäßscheide der Aorta eingelagert, und zwar war es besonders am ventralen, kaudalen Bereich der Aorta abdominalis anzutreffen.

### Besprechung der Ergebnisse

Die obenbeschriebenen Beziehungen zwischen den Trunci lumbales und der Aorta, die feste Verankerung der Cisterna chyli im Bereiche der Inseln um die Aa. lumbales an der Aorta, sowie der Nachweis einer Gefäßscheide, die die Cisterna chyli und die Trunci lumbales in großer Ausdehnung (s. o.) an die Aorta koppelt, macht es wahrscheinlich, daß man in diesen Abschnitten eine arteriolympphatische Koppelung im Sinne der von v. Lanz entwickelten Vorstellungen über die arteriovenöse Koppelung annehmen muß.

Folgende bekannte morphologische Tatsachen würden für diesen Mechanismus die Voraussetzung bilden: der Klappenreichtum der Lymphgefäße (Sappey, Shdanow, Kihara) und die Funktionstüchtigkeit der Klappen (Hyrtl, Waldeyer, Efskind). Schematisch sieht dieser Mechanismus einer arteriolympphatischen Koppelung so aus (s. Abb. 12): Eine Pulswelle läuft über die Aorta in zentrifugaler Richtung und dilatiert die Aortenwand. Die seitlich an der Aortenwand und innerhalb der Gefäßscheide liegenden Hauptlymphstämme werden komprimiert. Da die Klappen nur



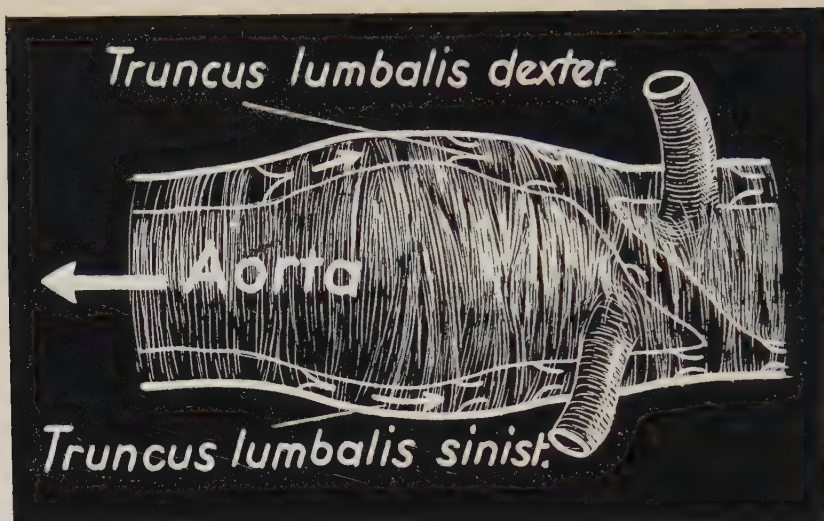


Abb. 12. Schema der funktionellen Koppelung zwischen Aorta und Trunci lumbales. Die Puls-  
welle der Aorta drückt aus einem Klappensegment der Trunci lumbales die Lymphe zentripetal, da die  
Klappen nur den zentripetalen Lymphfluß zulassen.

einen zentripetalen Lymphfluß erlauben, schließen sich die von der Aortenpulswelle peripheren Klappen, und die Lymphe wird zentripetal herzwärts gedrückt.

Für den Einfluß des Pulses auf die Lymphzirkulation gibt es weitere Argumente. Henry (1933) beobachtete, daß der Fluß der Lymphe am Kaninchenohr synchron mit der Arterienpulsation erfolgt. Parsons und Mc. Master (1938) amputierten ein Kaninchenohr und schlossen die Arterien und Venen an einen komplizierten Druckapparat (künstliches Herz) an. Sie durchspülten die Ohren mit defibriniertem Kaninchenblut einmal, die natürliche Pulsation nachahmend, das andere Mal ohne Pulsation, also unter konstantem Druck. Dabei zeigte sich eindeutig der Einfluß der Pulsation auf den gesteigerten Lymphfluß, der durch Farbstoffe markiert wurde, selbst wenn der systolische Druck niemals den Druck erreichte, der bei den konstanten Druckversuchen angewandt wurde.

Cressman (1939) führte eine Glaskanüle in die Cisterna chyli und Truncus lumbalis von Hunden ein und verband die Kanüle mit einem Druckregistriergerät. Er beobachtete, daß die Druckschwankungen in der Cisterna chyli und dem Truncus lumbalis synchron mit der Pulsation der A. femoralis verliefen. Weitere physiologische



Untersuchungen werden bei uns durchgeführt. Es müßte zuerst geklärt werden, ob und unter welchen physiologischen Verhältnissen oder ob erst bei Stauungen im Lymphgefäßsystem die arteriolymphatische Koppelung in Kraft tritt. Sind die Trunci lumbales und die Cisterna chyli gestaut, so ist der Raum innerhalb der Gefäßscheide der Aorta mehr ausgefüllt, so daß die arteriolymphatische Koppelung stärker in Erscheinung treten muß.

Auch für den zweiten wichtigen Mechanismus der Lymphzirkulation, die Wirkung der Atmung, konnten ergänzende Befunde gebracht werden. Jossifow hat wohl als erster die Bedeutung der Cisterna chyli für die Lymphzirkulation herausgearbeitet, besonders den Druck erforscht, den die Atmungsbewegung auf den Lymphfluß ausübt. Wichtige Befunde dazu hat Kubik (1952) gebracht. Die Drucke in der Cisterna chyli sind von Cressman (1939) gemessen worden. Dabei stellte er fest, daß bei ruhiger Inspiration der Druck in der Cisterne steigt, bei ruhiger Expiration fällt. Der Druckanstieg wird leicht erklärlich, wenn man sich vorstellt, daß sich das Crus mediale des Zwerchfelles am Hiatus aorticus wie ein halber Sphincter verengt. Am Druckabfall könnten die in Abb. 10 und 11 beschriebenen Fasern mitwirken, indem sie durch das nach kranial-dorsal aufsteigende Crus mediale des Diaphragma die Cisterna chyli lüften.

In welchem Umfang die beiden Faktoren — Atmung und arteriolymphatische Koppelung — den Lymphstrom beeinflussen, wird weiteren Untersuchungen zu klären vorbehalten bleiben. Sicher ist, daß für zwei praktisch sehr wichtige Vorgänge das Wissen über die Faktoren der Lymphzirkulation bedeutungsvoll ist: die Ödem-bildung und Karzinommetastasierung.

### Zusammenfassung

Es wurden an Hunden die Lymphgefäße von den Lnn. colici sinistri aus mit einer Gerotalösung injiziert, mit Formalin fixiert und unter der Lupe präpariert.

1. Die Lymphgefäße bzw. -stämme verhalten sich unterschiedlich zu den Gefäßscheiden der Arterien: Die Vasa efferentia der Lnn. colici sinistri und die Lymphgefäße der Lnn. lumbales aorticae verlaufen außerhalb der Gefäßscheide der Arterien.

2. Innerhalb der Gefäßscheide der Bauchaorta verlaufen größtenteils die Trunci lumbales und liegt die Cisterna chyli.

3. Der Ductus thoracicus liegt nur auf einer kurzen Strecke innerhalb der Gefäßscheide der Aorta; etwa 1 Wirbelhöhe kranial vom Hiatus aorticus bestehen zwischen beiden nur lockere bindegewebige Beziehungen.

4. Die Gefäßscheide der Bauchaorta hat mit Wahrscheinlichkeit die Aufgabe einer arteriolymphatischen Koppelung, ähnlich der arteriovenösen Koppelung im Sinne von v. Lanz.

### Schrifttum

Baum, Hermann: Das Lymphgefäßsystem des Hundes, Berlin 1918. — Cressman, R. D., and A. Blalock: The effect of pulse upon the flow of lymph. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **41** (1939) 140—144. — Efskind, L.: Untersuchungen über Anatomie und Funktion des Ductus thoracicus. *Acta Chir. Scand.* **84** (1941), 129—142. — Goerttler, Klaus: Über den Einbau der großen Venen des menschlichen Unterschenkels. *Zschr. Anat. u. Entwicklungsgesch.* **116** (1953), 591—609. — Henry, C. C.: Studies on the lymphatic vessels and on the movement of lymph in the ear of the rabbit. *Anat. Record* **57** (1933), 263. — Heller, A.: Über selbständige rhythmische Kontraktionen der Lymphgefäße bei den Säugetieren. *Cbl. med. Wiss.* (1869), 545—548. — Jossifow, G. M.: Das Lymphgefäßsystem des Menschen. Jena 1930. — Kressner, Alfred: Fördereinrichtungen des venösen Rückstromes in den proximalen Beinabschnitten. Inaug.-Diss. München 1937. — Kubik, István: Die hydrodynamischen und mechanischen Faktoren in der Lymphzirkulation. *Acta Morph. Hungar.* **2** (1952), 95—107. — v. Lanz, T.: Über den funktionellen Einbau peripherer Venen. *Verh. d. Anat. Ges.* **83** (1936/37), 51—60. — Parsons, R. J., and P. D. Mc Master: The effect of the pulse upon the formation and flow of the lymph. *J. Exp. Med.* **68** (1938), 353—376. — Sappey, Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques considérés chez l'homme et les vertébrés. Paris 1885. — Schwendemann, Robert: Die konstruktive Form des Veneneinbaus am Unterschenkel. Inaug.-Diss. München 1938. — Shdanow, D. A.: Allgemeine Anatomie und Physiologie des lymphatischen Systems. Leningrad 1952. — Tendeloo, N. P.: Allgemeine Pathologie. Berlin 1925.

Dr. Hans-Joachim Kretschmann,  
Berlin N 4, Hannoversche Straße 27

## Buchbesprechungen

Primatologia. Handbuch der Primatenkunde. Vol. I.

Hgb. von H. Hofer, A. H. Schultz und D. Starck. XX + 1062 Seiten, zahlr. Abb., S. Karger K.G., Basel. 1956. — SFr. 188.50.

In dem dreisprachig (deutsch, englisch, französisch) gedruckten Vorwort des 1. Bandes dieses groß angelegten Handbuches werden die grundlegenden Gedanken und leitenden Gesichtspunkte des auf 5 ansehnliche Bände veranschlagten Werkes, welches unter Mitarbeit zahlreicher namhafter Fachkollegen verschiedener Nationen bearbeitet wird, herausgestellt. Der Mensch gehört zu der Säugetierordnung der Primaten, und „die Frage nach der Stellung des Menschen unter den Primaten ist einer der grundlegenden Gedanken des vorliegenden Werkes“. Das Ziel des Werkes soll es sein, eine Primatologie vorzulegen, welche das Wissen des umfassenden Gegenstandes sammelt und vermehrt, alte Probleme mit neuen Fragestellungen zu bereichern und der Erforschung der Morphologie der Primaten Anregung und Ausweitung zu geben. Die Morphologie wird den Rahmen des Werkes zusammenhalten, und ihre Ergebnisse sind die Voraussetzung zu wesentlichen Teilen der physiologischen Problematik. In den Bänden des Werkes wird die Morphologie der Primaten vor allem nach den anatomischen Systemen behandelt, eine Darstellungsweise, durch die das Handbuch für den vergleichenden Anatomen besonders brauchbar und für die Wissenschaftler verschiedener Disziplinen, die Affen für medizinische, physiologische und andere Untersuchungen verwenden, von umfassender Anregung und vielfältiger Verwendung wird. Den Ablauf der Evolution der Primaten zu erforschen, gehört zu den wesentlichen Aufgaben der vergleichenden Untersuchungen des Werkes, wobei die Insektivoren als überlebende Vertreter der Ausgangsgruppe aller Primaten besondere Berücksichtigung verdienen.

Es ist nicht möglich, im Rahmen dieses Referates auch nur annähernd eine Darlegung oder gar Würdigung der inhaltsreichen Beiträge des über 1000 Seiten umfassenden ersten Bandes zu geben. So muß ich mich mit einer Aufzählung der bearbeiteten Abschnitte begnügen. Walter Fiedler, Wien, bringt eine „Übersicht über das System der Primaten“ (S. 1–252). In bezug auf die Namengebung in dem Gesamtwerk haben sich die Mitarbeiter dahin geeinigt, sich den von Fiedler gemachten Vorschlägen anzuschließen, so daß in allen Beiträgen eine einheitliche Nomenklatur benutzt wird, was außerordentlich zu begrüßen ist. A. Remane, Kiel, hat den Abschnitt „Palaeontologie und Evolution der Primaten, besonders der Nicht-Hominoiden“ (S. 268–365) verfaßt, während Gerhard Heberer, Göttingen, die „Fossilgeschichte der Hominoidea“ (S. 379–550) darlegt. Es folgen die biologischen Beiträge „Fortpflanzungsbiologie“ (S. 562–659) und „Schwangerschaft und Geburt“ (S. 661–715), beide von J. W. Harms, Marburg. Dietrich Starck, Frankfurt, schildert die „Primitiventwicklung und Placentation der Pri-

maten“ (S. 723–871). Adolph H. Schultz, Zürich, ist der Verfasser der beiden Abschnitte in englischer Sprache „Postembryonic Age Changes“ (S. 887–959) und „The Occurrence and Frequency of Pathological and Teratological Conditions and of Twinning Among Non-Human Primates“ (S. 965 bis 1007). Der letzte Beitrag aus der Feder von P. Kramp, Frankfurt a. M., behandelt die „Serologische Stammbaumforschung“ (S. 1015–1032). Wenn auch nach dem Vorwort der Herausgeber die Morphologie im Vordergrund des Werkes stehen soll, so zeigt die Aufzählung der Beiträge des ersten Bandes, daß hier eine Morphologie gemeint ist, die biologischen Problemen im weitesten Sinne zugewandt ist und offensteht.

Schon nach dem Erscheinen des ersten Bandes kann man sagen, daß hier ein Standardwerk der Primatenkunde im Entstehen ist, welches neben den Theorien über die Stammesentwicklung einen umfassenden Reichtum an endgültigen Erkenntnissen und exakten Tatbeständen enthält, so daß es zum unentbehrlichen Rüstzeug für die Primatenforschung werden wird. Es soll nicht versäumt werden, auf die zahlreichen und hervorragenden Abbildungen des Buches und seine ausgezeichnete Ausstattung hinzuweisen.

H. Becher, Münster (Westf.)

Bucher, O.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen mit Berücksichtigung der Histophysiologie und der mikroskopischen Diagnostik. 2., neu bearbeitete und erweiterte Auflage. 568 S. in Lexikonformat, 381, zum Teil farbige Abb., 36 Tab. Verlag Hans Huber, Bern und Stuttgart. 1956. — Ganzleinen Fr./DM 68.—.

Die erste Auflage des Buches hat eine gute Aufnahme und weite Verbreitung gefunden, die auch der zweiten Auflage vorausgesagt werden können. Die neue Auflage hat bei gleichbleibender Einteilung und Anordnung des Stoffes eine vollständige Überarbeitung und teilweise Neufassung des Textes erfahren, wobei nicht nur neueste Forschungsergebnisse der Lichtmikroskopie, sondern auch elektronenoptische Untersuchungen berücksichtigt worden sind. Die neue anatomische Nomenklatur (Paris 1955) ist verwendet und die Abbildungen und Tabellen sind erheblich vermehrt und zum Teil durch neue ersetzt. In dem Buche verbinden sich in einer besonders glücklichen Art umfassende und gründliche Darstellung unter Vermeidung deskriptiver Einzelheiten mit der gebührenden Berücksichtigung der funktionellen Zusammenhänge zwischen Feinbaulehre und Physiologie, Biochemie, Pathologie und Klinik. Die zahlreichen Hinweise und Beispiele zu pathologischen und klinischen Beziehungen machen das Buch auch für den Studierenden in den klinischen Semestern und für den Arzt wertvoll. Der Studierende erhält eine sehr gute Anleitung zur Diagnosefindung eines mikroskopischen Präparates durch kurze differenzialdiagnostische Hinweise und die zusammengefaßte Herausstellung der wesentlichen Merkmale der Feinstruktur des betreffenden Gewebes oder Organs. In Übersichtstabellen sind die für die mikroskopische Diagnostik wertvollen Baumerkmale zusammengestellt, und an nebeneinander stehenden Abbildungen werden Ähnlichkeiten und Unterschiede etwa der verschiedenen Abschnitte des Darmrohres wirkungsvoll erkennbar. Hier offenbart sich der erfahrene



Lehrer ebenso wie in dem klargefaßten und leichtverständlichen Text, der auch eine Erklärung und sprachliche Ableitung der anatomischen Namen nicht versäumt. Die meisten Abbildungen sind mit feiner Feder ausgeführte Tuschezeichnungen, die den Vorteil großer Klarheit und Übersicht mit leichter Schematisierung verbinden. Farbige Tafeln dienen zur Wiedergabe spezifischer Färbungen und schwieriger mikroskopischer Verhältnisse, vorzügliche elektronenoptische Abbildungen sind als Beispiele sublichtmikroskopischer Strukturen in den Text eingeschaltet. Im ganzen ein sehr gelungenes Werk, welches man gerne empfehlen wird und von dem man erwarten darf, daß es von dem Studierenden nicht nur mit Erfolg, sondern auch mit Freude benutzt wird.

H. Becher, Münster (Westf.)

Benninghoff-Goerttler: Lehrbuch der Anatomie des Menschen.  
5. Aufl. Bd. 3, 498 S.; 407 z. T. mehrfarb. Abb.

Verlag Urban u. Schwarzenberg, München-Berlin 1957. Preis 43,— DM Leinen.

Der 3. Band des Lehrbuches der Anatomie des Menschen von A. Benninghoff, der Nervensystem, Haut und Sinnesorgane enthält, ist in der 5., von dem Freiburger Anatomen K. Goerttler neu bearbeiteten Auflage erschienen. Wer die neue Auflage mit den früheren vergleicht, wird den großen Unterschied bemerken, der vor allem in der völligen Neufassung des Hauptteils des Buches über das Zentralnervensystem besteht. Die Erforschung des Zentralnervensystems ist in jüngster Zeit nach Breite und Tiefe zu einem umfassenden eigenen Wissensgebiet geworden, an dessen Bearbeitung Anatomen, Pathologen, Physiologen und Kliniker wie Biochemiker beteiligt sind. Die Aufgabe, ein derart ins Unüberschaubare verbreitetes Wissensgebiet in einem Lehrbuch für Studierende unter Berücksichtigung des neuesten Standes der Forschung auf wenigen hundert Seiten zusammenzufassen, bedeutet nahezu eine Überforderung eines einzelnen. Was Goerttler hier geleistet hat, ist ein Meisterwerk an klarer Darstellung und geschickter Auslese des Stoffes unter Einhaltung der Leitidee des Buches, aus dem Verständnis der Funktion Klarheit über verwickelte bauliche Verhältnisse zu gewinnen. Auf keinem Gebiete ist wohl das Zusammengehen von Anatomie und Physiologie notwendiger und erfolgversprechender wie bei der Neuroanatomie und Neurophysiologie. Die Neugliederung des Stoffes beginnt mit dem allgemeinen Bauplan des Zentralnervensystems, der nur aus der Entwicklung und Formbildung und aus dem Feinbau der Bestandteile des Nervengewebes zu verstehen ist und eine Erklärung erfahren kann.

Erst nach diesen Grundlegungen erfolgt die Schilderung der verschiedenen Anteile des Zentralnervensystems nach ihren äußeren und inneren Formverhältnissen und ihrer funktionellen Bedeutung. Sehr instruktive Abbildungen, vor allem auch der Leitungsbahnen, ergänzen anschaulich und wirkungsvoll den Text. Die Leistung der Großhirnrinde als Ganzes bildet das Abschlußkapitel des Zentralnervensystems, auf dessen Bedeutung für die Lebensgeschichte des Menschen und für das menschliche Schicksal in eindringlicher Weise hingewiesen wird. Die von Prof. Niessing, Marburg, schon in den früheren Auflagen des Buches bearbeiteten Abschnitte über das

Nervengewebe wurden übernommen, die Kapitel „Peripheres“ und „Autonomes Nervensystem“ durch neue Abbildungen und Zusätze erweitert. Die Abschnitte „Äußere Haut“ und „Sinnesorgane“ sind durch Dozent Dr. von Kügelgen, Freiburg, überarbeitet und durch neue Abbildungen und Textergänzungen vervollständigt. Der Student findet in dem Buche eine sichere Wegleitung durch das schwierigste Kapitel der Anatomie, der Kliniker und Arzt erhält eine rasche Orientierung und klare Hinweise über die Zusammenhänge normaler und abwegiger, krankhaft veränderter Leistungen. Die Gesamtheit der Darstellung hinterläßt in dem Leser etwas von dem Gefühl des Staunens und der Bewunderung, das den Verfasser selbst bei der Erforschung der Organisation des Nervensystems erfüllt hat.

H. Becher, Münster (Westf.)

Wurmbach, H.: Lehrbuch der Zoologie, Bd. I. XI + 535 Seiten; mit 373 Abb. im Text.

Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1957. Geb. 42,— DM.

Das in zwei Teilen erscheinende Werk beabsichtigt, dem seit langem in Deutschland bestehenden Fehlen eines für Studierende geeigneten Lehrbuches abzuhelpen. Wie schmerzlich dieser Mangel empfunden wird, geht daraus hervor, daß in der gleichen Absicht heute mehrere Lehrbücher im Erscheinen sind. Der vorliegende Teilband umfaßt die allgemeine Zoologie und die Ökologie. Der Verfasser setzt sich folgende Ziele: 1. Über den reinen Examensstoff hinaus muß dem Leser die Möglichkeit zu vertieftem Verständnis gegeben werden; 2. Der Leser muß die Möglichkeit haben, an Hand des Werkes alle in der Zoologie geforderten Wissensgebiete kennenzulernen; es muß daher „im Sinne einer Synthese der Teilgebiete einen zusammenfassenden Überblick des zoologischen und allgemein biologischen Wissens“ (Zitat aus der Einleitung) vermitteln; 3. Das Werk will die Anknüpfungspunkte herausarbeiten, die aus dem rein theoretischen Gebiet in das angewandte führen. So soll das Buch auch dem Studenten helfen, der sich den angewandten Arbeitsrichtungen bevorzugt zuwendet und zu ihrem Verständnis unbedingt der theoretischen Voraussetzungen bedarf. — Jedes Werk, das sich heute diesen Rahmen setzt, wird, angesichts des enormen Wissensstoffes, der hier umspannt ist, sich der Gefahr aussetzen, in Teilkapiteln angreifbar zu werden. Referent zitiert hier den Ausspruch eines bekannten deutschen Zoologen, der sagte, derjenige, der die Zoologie lehrend vertritt, müsse im Kolleg am meisten von allen Naturwissenschaftlern über Dinge reden, die er selbst aus eigener Arbeit nicht kennengelernt habe. —

Zunächst ist festzustellen, gleichgültig wie der einzelne aus fachlichen Gründen zu dem Buche Stellung nehmen wird, daß nicht nur die Absicht des Verfassers lobenswert ist, sondern daß sofort der klare logische Aufbau des Stoffes im ersten Band auffällt. Zuerst wird sehr knapp die allgemeine Cytologie, die Ontogenese und die Vererbungslehre besprochen. Daran schließt sich ein Abschnitt über die Abstammungslehre, der nicht unbedingt an dieser Stelle eingebaut werden müßte. Die Darstellung der Physiologie (Stoffwechsel-, Bewegungs- und Reizphysiologie) schließt mit einem Kapitel über das Verhalten der Tiere. Es ist sehr zu begrüßen, daß dieser Forschungszweig,

der so viel von sich reden machte, in das Lehrbuch eingebaut wurde. Der Band schließt mit einem umfangreichen Kapitel „Ökologie“. Hier, wie in dem Abschnitt über die Vererbungslehre, fand der Autor besonders die Möglichkeit, Teile der angewandten Zoologie (Domestikation, Naturschutz, biologische Schädlingsbekämpfung, Jagd) unterzubringen. — Diese Übersicht zeigt, daß der Verfasser bemüht ist, den allgemeinen einleitenden Rahmen möglichst weit zu spannen und auf ein modernes Niveau zu stellen. Referent meint, daß aus diesem Werk durchaus ein sehr brauchbares Lehrbuch werden wird, wenn in der nächsten Auflage einige Korrekturen vorgenommen werden. Referent beschränkt sich dabei nur auf einige Änderungsvorschläge. Was den Einbau der angewandten Zoologie anbelangt, so ist er nur dann von Vorteil, wenn in knappster Form Wesentliches gesagt wird; einzelne Kapitel (Jagd) bedürfen unbedingt einer grundsätzlichen Überarbeitung. Es wäre notwendig, neben die deutschen Namen die lateinischen zu setzen („Fischreiher“, „Kolkkrabe“, „Bisamratte“ usw.), denn gerade den Forstzoologen wird die Einführung der wissenschaftlichen Namen nur von Vorteil sein. — Die Cytologie ist viel zu knapp abgehandelt, besonders was die Zellen mit speziellen Funktionen anlangt. Hier hat sich durch die Anwendung des Elektronenmikroskops in der Analyse der Ultrastrukturen Grundsätzliches geändert, was für die allgemeine Biologie von Bedeutung ist. Die Besonderheiten der Protozoenzellen werden auf weniger als einer Seite abgehandelt! Da findet sich die Bemerkung, daß die Gelschicht des Amöbenkörpers als Ectoplasma, die Solmasse hingegen als Entoplasma unterschieden wird. Das trifft doch wohl nicht nur für die Amöben zu. Der Student, an den sich das Buch vordringlich wendet, muß aber zu dieser Vorstellung kommen. — Unter den Besonderheiten der Einzeller wird das Kleinsche Silberliniensystem nicht erwähnt. Es fehlt auch ein Hinweis auf die eigenartige Form und Funktion der Protozoenkerne. Das fällt unwillkürlich auf, denn bei den Besonderheiten der Metazoenzelle wird darauf hingewiesen, daß die Kerne „für gewöhnlich“ keine auffälligen Besonderheiten zeigen. Was ist hier gemeint, und was soll sich der Student darunter vorstellen? Im Zusammenhang mit der Nervenzelle hätte unbedingt auf das in den letzten zehn Jahren erst genauestens bekannt gewordene Phänomen der Neurosekretion hingewiesen werden müssen, weil dieses bei allen Metazoen bisher nachgewiesen werden konnte (Bargmann, Scharrer, Spatz und Hanström). Unsere Auffassung vom Nervensystem hat sich dadurch in verschiedenen Punkten grundlegend geändert.

Außerdem wird darauf zu achten sein, daß Fachausdrücke nur verwendet werden, wenn sie erklärt werden oder schon erklärt worden sind. Der nicht fachkundige Leser wird auf Seite 11 nicht verstehen, was gemeint ist, wenn von parenchymatösen Zellen epithelialer Herkunft in parenchymatösen Drüsen gesprochen wird. — Es ist auch nicht richtig, wenn es leider auch sonst vielfach üblich ist, wenn von „einzelligen Drüsen“ gesprochen wird. Eine Drüse ist ein Organ, das grundsätzlich mehrzellig ist. Eine Einzelzelle, die sezerniert, ist natürlich keine „Drüse“, sondern eine Zelle, die zu der speziellen Funktion der Sekretion übergegangen ist. In dem der Histologie gewidmeten Abschnitt gewinnt man den Eindruck, als wären verschiedene Lehrbücher der menschlichen Histologie Pate gestanden, deren Angaben

übernommen, aber nicht strengstens logisch durchdacht wurden. Hier fehlt eine Definition der Begriffe „Zelle“, „Gewebe“ und „Organ“. Wäre der Autor davon ausgegangen, dann wäre die Gliederung dieses Abschnittes klarer geworden. —

Nach Ansicht des Referenten bedürfte auch der im ganzen gut angelegte, im einzelnen aber nicht genügend durchdachte Abschnitt über die Abstammungslehre einer Neufassung. Zunächst lautet nach meiner Erinnerung das wörtliche Zitat Linnés „Tot sunt species quot ab initio creavit infinitum ens“. Der aus der alten Philosophie und der Theologie stammende Begriff „ens“ meint in der Verbindung mit infinitum ein persönliches Sein (ens a se) und ist mit „unendliches All“ kaum richtig übersetzt. — In diesem Abschnitt fehlt eine klare Gegenüberstellung der beiden Forschungsrichtungen der Abstammungslehre, der morphologisch-historischen und experimentellen. Daraus würde sich eine Darstellung ihrer spezifischen Arbeitsmethoden, Erkenntnismöglichkeiten und Erkenntnisgrenzen ergeben. Die Folge wäre eine klare Beurteilung des logischen Status der Evolutionslehre und damit eine unmißverständliche Einordnung ihrer Aussagen nach dem Erkenntniswert. In einem Lehrbuch wäre gerade heute diese Klarstellung wichtig, weil seit einem Jahrzehnt sich wieder in verschiedenen Punkten eine Diskussion um die Abstammungslehre erhoben hat. — Falsch gesehen ist auch die Rolle der Palaentologie im Rahmen der Abstammungslehre. Sie erbringt nicht „wichtige“ Beweise, sondern den historischen Beweis überhaupt für die Evolution, trotz der Bruchstückhaftigkeit des Materiales. Die grundlegenden Werke von Abel (Palaeobiologie und Stammesgeschichte) und Schindewolf, die beide im Schriftenverzeichnis nicht erwähnt sind, wären hier unbedingt noch einzuarbeiten.

Referent beabsichtigt keineswegs mit seiner Kritik den Eindruck zu erwecken, als sei ein schlechtes Lehrbuch der Zoologie geschrieben worden. Im Gegenteil bin ich der Ansicht, daß sowohl die Zielsetzung als auch die Anlage im großen und im kleinen brauchbar ist. An einem Buche dieses Rahmens wird jeder auf seinem Spezialgebiet etwas auszusetzen haben. Von einem Lehrbuch verlangt man notwendigerweise unbedingte Durchdachtheit und klarste sprachliche Formulierung, neben Richtigkeit der Angaben. Wir glauben, daß hier noch einiges mehr getan werden muß und heben dies deshalb hervor, weil es im Interesse des Autors liegen muß, hier schon im zweiten Teil, der noch zu erwarten ist, Abhilfe zu schaffen. Eine vermehrte Straffung des Textes wird vielleicht der leichten Lesbarkeit nicht zuträglich sein, aber die Klarheit der meist originellen Gedankenführung deutlicher heraustreten lassen. Auch sprachlich wird sich noch einiges korrigieren lassen; so heißt es Seite 57 bei Besprechung des Brütigwerdens der Hühner: „Das Erbrüten der Eier ist bei diesen Rassen nur noch durch andere Vögel, wie gut brütlustige Hühnerrassen, Truthühner und die Brutmaschine möglich.“

Ausdrücklich betont der Referent, daß das Buch durch den breiten Einbau der Ökologie und die Verbindung zu den angewandten Forschungsrichtungen dem Studenten sehr vieles vermittelt, was er in anderen Lehrbüchern nicht findet. Das Werk hat eine ansprechende persönliche Note. Das Ziel, das sich der Autor setzte, dem Leser ein weiteres Eindringen in den Stoff zu vermitteln, ist sicher erreicht, schon allein durch die ziemlich ausführlichen



Schriftenverzeichnisse. — Die Abbildungen sind sehr reichlich und gut ausgewählt und geschickt in den Text eingebaut. Der Verlag aber müßte sich etwas mehr der Wiedergabe annehmen um in allen Fällen zu genügender Klarheit zu kommen (Photos!). Die Abbildungen in dem Lehrbuch von Claus-Grobben-Kühn könnten hier beispielgebend sein.

Anerkennend muß die außerordentliche Arbeitsleistung hervorgehoben werden, die der Autor auf sich nahm, um dieses Werk zu schaffen.

H. Hofer, Gießen

Romer, A. Sh.: *Osteology of the Reptiles*. VIII + 772 Seiten und 248 Abb. im Text.

University of Chicago Press 1956. Preis 20 \$.

Zu diesem Werk wird wohl nur der Referent kritisch Stellung nehmen können, der über dieselbe Kenntnis der rezenten und fossilen Reptilien verfügt, wie der auf diesem Gebiete seit Jahrzehnten tätige Autor. Bei einer geplanten Neubearbeitung des 1925 erschienenen Werkes von S. W. Williston zeigte sich, daß innerhalb des Zeitraumes von etwa einem Jahrzehnt der Wissensstoff so sehr angewachsen war, daß sich eine völlige Neufassung als unerläßlich erwies. Diese Tatsache führt einem erneut die enorme Arbeit vor Augen, die in diesen Jahren von Paläontologen geleistet worden ist. Romer hat seinem, nach mehrmaligen Unterbrechungen nun abgeschlossenen Werk den allgemeinen Plan des Willistonschen Buches zugrunde gelegt.

Da sich das Buch mit der Osteologie befaßt, liegt der Hauptteil der Arbeit auf paläontologischem Gebiet. Romer hat sich jedoch bemüht, in einem längeren Abschnitt eine notgedrungen sehr kurz gefaßte Morphologie der weichteiligen Organe zu geben, die hauptsächlich auf der Literatur beruht und das Gesamtwerk abrunden soll. Unübertrefflich ist die Darstellung der Skelettanatomie. Referent muß es sich versagen, hier auf Einzelheiten einzugehen. Romer ist es gelungen, mit einer klaren, leichtfaßlichen Darstellung des Fundamentalen zu beginnen und den Leser im Speziellen bis an die derzeitige Wissensgrenze heranzuführen. Wer die Kapitel über Schädel, Wirbelsäule und Extremitäten durcharbeitet, wird erst gewahr werden, welche unerhörte Fülle des Stoffes hier verarbeitet wurde. Eben bei dieser didaktischen Methode Romers wird der Leser von selbst auf die noch bestehenden Wissenslücken aufmerksam. Der Leser spürt, und Romer sagt es auch an einer Stelle, daß wir über die Osteologie mancher rezenter Formenkreise weniger orientiert sind als über die mancher fossiler.

Romer schließt sein Werk mit einer ausführlichen Darstellung der Klassifikation der Reptilien.

Dem, der dieses Buch gründlich durcharbeitet, wird durch die klare, knappe Darstellung Romers, die immer auch die älteren Ergebnisse und Ansichten berücksichtigt, völlig klar, auf welches hohe Wissensniveau heute die Kunde der fossilen Reptilien gebracht wurde. Das Wissensgut ist in manchen Bereichen (Homologie der Schädelemente, Morphologie der Hand- und Fußwurzelknochen, Anpassungserscheinungen am Skelett usw.) schon so sehr angewachsen, daß man doch schon von abschließenden Erkenntnissen sprechen kann, auch wenn im einzelnen noch zahllose Fragen zu klären sind.

Daß man diesen Einblick in den Sachverhalt gewinnt, ist ein Verdienst der Romerschen Darstellung. Der Ausdruck dieser zunehmenden Sicherung der Kenntnisse in der Zusammenfassung ist das System, dem Romer einen breiten Abschnitt seines Buches widmet. Die historische Übersicht darüber zeigt dem mit dem Stoff Vertrauten ein zunehmendes Stabilwerden der systematischen und phylogenetischen Gruppierungen. — Ein Wort noch über die Abbildungen, die in großer Zahl dem Werk beigegeben sind. Es sind die ausgezeichneten, sehr instruktiven „Romerschen“ Schwarzweißzeichnungen, meist in der Punktmanier ausgeführt, die heute jedermann bekannt sind. Die Abbildungen erhöhen den Wert des Buches beträchtlich. — Der Interessent findet ein reiches Literaturverzeichnis sowie einen gut überlegten und richtig zusammengestellten Index.

Es ist kein Zufall, daß in den letzten Jahren zwei durchaus ähnliche Werke erschienen sind, nämlich das von Romer und von Frhr. von Huene, die beide von erstklassigen Kennern des Stoffes geschrieben sind. Einen Vergleich der beiden Werke muß sich der Referent versagen. Betont sei jedoch, daß daraus die enorme Bedeutung der Kenntnis der fossilen Reptilien für die gesamte vergleichende Anatomie und Evolutionsforschung der Wirbeltiere hervorgeht.

H. Hofer, Gießen

Kaestner, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Teil I: Wirbellose, 3. Lieferung. Mit 138 Abb. im Text.

VEB Gustav Fischer, Jena 1956. — Brosch. 7,50 DM.

Der lobenden Würdigung der schon erschienenen Teile dieses Lehrbuches haben wir bei der Besprechung der 3. Lieferung nichts hinzuzufügen. Mit dieser beginnt die Behandlung der Arthropoda, deren erster Abteilung, den Amandibulata, die ganze Lieferung gewidmet ist. Dieser rätselvolle Stamm ist rezent nur mehr in den Chelicerata vertreten, der neben den Arachnida und Pantopoda auch die Merostomata (Xiphosura und Eurypterida) umfaßt, denen als systematisch gleichwertiger Unterstamm die Trilobitomorpha zuzurechnen sind. Diese systematische Gliederung scheint dem Referenten wohl die am besten vertretbare und zugleich vorsichtigste zu sein. Die Zielsetzung des Lehrbuches, das in erster Linie der speziellen Zoologie gewidmet ist, verbot es, ausführlich auf das unabsehbare morphologische Problem einzugehen, das sich mit den unter den Amandibulata vereinigten Formen verbindet (Versluys und Demoll, Ray Lankaster u. a.). Das ist auch nicht das Ziel des Buches. Es mag einer persönlichen Neigung des Referenten entspringen, daß er die Behandlung der Trilobiten als zu stiefmütterlich empfindet. — Wie in den ersten Lieferungen ist mit bewunderungswürdiger Gründlichkeit alles zusammengetragen, was systematisch zur Kennzeichnung einer Gruppe wichtig ist und was der Student, der tiefer in die Wissenschaft eindringen will, als Fundament für seine spätere wissenschaftliche Arbeit braucht. Daher ist besonderer Wert auf klare Kennzeichnungen gelegt worden, und deshalb finden sich auch bei kleinen systematischen Einheiten nicht nur ausführliche Diagnosen, sondern auch eingehende Angaben über Lebensweise, Fortpflanzung usw. Hervorragend klar sind die ausführlichen Darlegungen der Anatomie der besprochenen Formen. Mit Sorgfalt und sehr

viel morphologischem Fingerspitzengefühl sind die Abbildungen ausgewählt worden. Dem Band ist ein Heftchen „Berichtigungen und Ergänzungen“ beigegeben.

H. Hofer, Gießen

Wedin, B.: Embryonic Segmentations in the Head. 115 Seiten, 47 Abb.

Lundgrens Söners boktr., Malmö 1955. – Preis 15 KR.

Wedin, der in den vergangenen Jahren durch zahlreiche Einzeldarstellungen über die Ontogenese von Kopforganeln bei Wirbeltieren hervorgetreten ist, nimmt nun auf Grund erheblich erweiterter Befunde zum Kopfproblem Stellung. Zahlreiche Beobachtungen über die Wiederholung verschiedener embryonaler Rudimente und Organanlagen in rostro-caudaler Richtung ließen immer wieder den Gedanken an eine Metamerie des Wirbeltierkopfes aufkommen. Wedins Überlegung ist, daß solche Theorien nur dann Gültigkeit besitzen können, wenn diese segmental angeordneten Muster kongruieren. So werden sukzessive alle Anlagen, die eine Segmentierung aufweisen, wie Hirnanlage, die Neuralleiste, der rostrale Mesoplast, die äußere Augenmuskulatur und der Kiemendarm, im einzelnen genau untersucht und abschließend geprüft, ob die segmentierten Strukturen aufeinander bezogen sind, also Ausdruck einer Kopfmetamerie darstellen. Wedin unterscheidet streng Metamerie und Segmentierung: Letzte bedeutet in bestimmter Richtung fortschreitende Wiederholung einer embryonalen Struktur („structural pattern“), während unter Metamerie die seriale Anordnung gleichartiger Körperabschnitte zu verstehen ist, als Ausdruck eines bauplanmäßigen Charakteristikums bestimmter systematischer Gruppen. Wedin stützt sich auf ein umfangreiches, vorteilhaft ausgewähltes embryonales Material aus fast allen Wirbeltierklassen (*Lampetra*, *Lepisosteus*, *Etmopterus*, *Torpedo*, ferner verschiedene Reptilien und Vögel), das sowohl am Schnitt als auch an einer ungewöhnlich hohen Zahl sehr sorgfältig ausgeführter Wachsplatten-Rekonstruktionen ausgewertet wird.

Aus der Fülle der Befunde seien nur einige der wesentlichsten hervorgehoben: Die Neuromeren sind weder Artefakte noch ist ihre Entstehung verursacht durch den Druck anliegender Somiten oder durch den Zug auswachsender Nerven. Neuromeren kommen bei allen Wirbeltieren vor; sie sind bei den höheren schärfer ausgebildet als bei den niederen Wirbeltieren. Es ist eine dreifache zeitlich aufeinander folgende Gliederung in Neuromeren zu beobachten: Die Differenzierung in primäre und tertiäre Neuromeren setzt am rostralen Ende des Neuralrohres ein, während der Ausgangspunkt der sekundären Neuromerie wenigstens bei *Etmopterus* weiter caudalwärts liegt. Wedin hält die Deutung von Berquist und Källén für zutreffend, daß die Neuromeren durch wellenartige lokale Intensivierung der Zellproliferation innerhalb der Wand des Neuralrohres verursacht werden.

Bei *Lampetra*, *Etmopterus* und *Torpedo* gliedert sich die Neuralleiste in 5 Abschnitte, die genau mit den rostralen primären Neuromeren korrespondieren.

Breiten Raum nimmt die Untersuchung der Kopfhöhlen bei *Lepisosteus* ein. Gestützt auf frühere Befunde an *Lampetra*, Elasmobranchiern und Sauropsiden entwickelt Wedin eine neue sehr einleuchtende Theorie zur

Deutung der Kopfhöhlen: Die zuletzt oft segmental angeordneten Höhlen gehen z. B. bei *Torpedo* auf eine sehr große Zahl Initiallumina zurück, können also schon deshalb nicht mit Myocoelen homologisiert werden; außerdem kann sich ihre Bildung mehrfach wiederholen. Wedin legt überzeugend dar, daß die auffallend artspezifisch ausgebildeten Höhlen raumfüllende Spalträume des rostralen Mesoblasten darstellen, der durch das Wachstum der ihn einschließenden Epithelien sehr starke Form- und Volumenänderungen erfährt. In völliger Übereinstimmung mit Wedin stehen die Beobachtungen des Verfassers an Schildkrötenembryonen (im Druck), daß die Kopfhöhlen immer dort auftreten, wo im wesentlichen infolge der artspezifischen Wachstumsbewegungen des Bodens der Hirnanlage innerhalb des rostralen Mesoblasten plötzlich toter Raum entsteht, um sodann später bei der relativ schnellen Entwicklung von primärem Infundibulum, Augenblasten, Kiementaschen und Rathkescher Tasche, ferner bei Verstärkung der Scheitelbeuge als plastischer „shock absorbing mechanism“ zu fungieren. Von einer primären segmentalen Anordnung kann keine Rede sein, sondern sie ist höchstens sekundärer Natur und allein durch die jeweiligen räumlichen Gegebenheiten bedingt.

Ausführlich wird die Entwicklung der äußeren Augenmuskulatur bei *Torpedo* beschrieben, ergänzt durch frühere Beobachtungen an *Alligator* und *Ardea*. Die erste Anlage weist durch ihre Bindung an Praemandibular-, Mandibular- und Hyoidhöhlen eine gewisse primäre segmentale Gliederung auf, die jedoch sehr bald verloren geht. Die weitere Entwicklung ist äußerst variabel und allein von funktionellen Bedürfnissen bestimmt.

Bei Untersuchung des Kopfdarmes erweist sich die völlige Unabhängigkeit in der Anordnung der Kiementaschen von der Segmentation des Mesoderms.

Die Schlußbetrachtung bringt einen Überblick des gesamten Schrifttums zum Kopfproblem und eine kritische Stellungnahme zu den verschiedenen Theorien. Aus den Befunden, die allein schon für sich der Arbeit großes Gewicht verleihen, geht hervor, daß die segmentierten Anlagen nicht aufeinander bezogen sind, außer den mit den primären Neuromeren genau korrespondierenden Segmenten der Neuralleiste. Dem Wirbeltierkopf liegt demnach kein Metamerieschema zugrunde.

H. Sprankel, Gießen

Clara, Die arterio-venösen Anastomosen. Anatomie/Biologie/Pathologie. Zweite, neubearbeitete und erweiterte Auflage. VII, 315 Seiten. Mit 101 Textabbildungen. Gr. 8°. Springer Verlag, Wien 1956. — 61,— DM; Ganzleinen 65,50 DM.

Die 2. Auflage der Monographie über die arterio-venösen Anastomosen hat gegenüber der 1. Auflage (1939) eine weitgehende Neufassung erfahren. Seit der ersten Bearbeitung, die vor allem der anatomischen Beschaffenheit dieser wichtigen und interessanten Gefäßstrecken der peripheren Strombahn gegolten hatte, ist in den letzten Jahren den arterio-venösen Anastomosen von physiologischer, pathologischer und klinischer Seite zunehmende Beachtung geschenkt worden. Anatomisch wurden neue Fundorte aufgedeckt und verschiedene Bauformen der arterio-venösen Anastomosen beschrieben. In der präkapillaren, arteriellen Strombahn vieler Organe sind Strecken mit



besonderen histologischen Merkmalen gefunden worden, die in der neuen Auflage behandelt werden. Nach einer Begriffsbestimmung und einem geschichtlichen Überblick über das Gebiet wird zunächst ausführlich und sorgfältig Vorkommen und Anatomie der arterio-venösen Anastomosen in den Organen beschrieben. Die Darstellung zeigt, daß in keinem Organsystem die Gefäßkurzschlüsse fehlen, jedoch durch verschiedene Baueigentümlichkeiten ausgezeichnet sind. In einem ausführlichen Abschnitt wird die Morphobiologie der arterio-venösen Anastomosen abgehandelt und die Bedeutung der sogenannten epitheloiden Zellen, die Innervation, Morphogenese und Regeneration der arterio-venösen Anastomosen berücksichtigt. Das Verhalten dieser Gefäßverbindungen unter physiologischen und pharmakologischen Belastungen und ihre funktionelle Bedeutung sowie ihre Pathologie sind eingehend besprochen. Als Anhang des Buches findet man eine Zusammenstellung von 218 klinisch bzw. pathologisch-anatomisch beschriebenen Glomustumoren. Ein mehr als 30 Seiten umfassendes Literaturverzeichnis nennt die Veröffentlichungen zu dem Thema der Monographie aus der gesamten Weltliteratur. Rund 100 Abbildungen bringen anschauliche Belege zu dem Text, der in übersichtlicher Gliederung und klarer, einprägsamer Fassung das Thema in umfassender Weise darbietet. Wer über arterio-venöse Anastomosen Auskunft wünscht oder auf diesem Gebiete arbeiten möchte, wird ohne dieses vorzügliche Buch nicht auskommen.

H. Becher



## **Ein mißbildeter Schädel aus einem fränkischen Grab bei Heidelberg-Dossenheim<sup>1</sup>**

Von

**H. Hoepke**

Mit 9 Abbildungen

(Eingegangen am 24. November 1957)

Im Jahre 1955 wurde 4 km nördlich von Heidelberg bei Dossenheim in einem unberührten Einzelgrab das Skelett einer 60 bis 70 Jahre alten Frau gefunden, neben dem einige Grabbeigaben lagen. B. Heukemes hat sie als fränkisch erkannt. Es handelt sich um ein Tongefäß mit Rädchenverzierung, eine bronzene Gürtelschnalle, einen Bronzebeschlag, ein Eisenmesser, eine Halskette aus kleinen Glasperlen sowie eine verzierte Spinnwirtel aus Bein. Diese Beigaben sind für die lokalen Verhältnisse als durchschnittlich zu bezeichnen. Ein besonderer Reichtum der Besitzerin ist aus ihnen nicht erkennbar. Die Bestattung muß etwa im 6. Jahrhundert n. Chr. erfolgt sein, so daß die Tote bei Berücksichtigung ihres hohen Alters wahrscheinlich um die Mitte des 5. Jahrhunderts geboren wurde. In etwa 50 m Entfernung von diesem Einzelgrab liegt ein gleichzeitig belegter Reihengräberfriedhof. Da die Tote außerhalb dieses Gräberfeldes bestattet wurde, muß sie bei ihren Zeitgenossen eine besondere Stellung eingenommen haben. Ob sie sozial gehobener Art war, läßt sich allerdings nicht klären, auf alle Fälle war sie ausgliedert.

Der Ort Dossenheim wird zwar 766 zuerst genannt, doch weist der vor Jahren entdeckte Reihengräberfriedhof auf eine fränkische Ortsgründung zu Anfang des 6. Jahrhunderts. Solche frühen Friedhöfe der Merovingerzeit sind im Raum von Heidelberg zahlreich

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

nachgewiesen. Bereits einige hundert Skelette wurden von fachlicher Seite dort ausgegraben und untersucht, ohne daß dabei ein Grab von gleich ungewöhnlicher Beschaffenheit wie das vorliegende entdeckt wurde.

Auch aus der Jungsteinzeit im 3. Jahrtausend vor Christi Geburt liegen Funde vor, z. B. eine Pflugschar aus graugrünem Gestein und mehrere Mahlsteine.

Das Skelett der alten Frau war gut erhalten, der Schädel besonders gut, fast unversehrt. Nachdem B. Heukemes, H. Hoepke und W. Kindler 1956 sich in großen Zügen über diesen Fund geäußert haben, soll eine genaue anatomische Beschreibung, vor allem des Schädels hier erfolgen.



Abb. 1. Dossenheimer Schädel mit 2 Schnürfurchen von der Seite

Das Skelett war ungefähr 155 cm lang – das Alter von 60 bis 70 Jahren ist ein für die damalige Zeit sehr hohes – und lag in Ost-West-Richtung, den Blick zur aufgehenden Sonne gerichtet. Die Knochen sind sehr fein und leicht gebaut.

Der im Löß gefundene Schädel hat die Farbe dieses gelbbraunen feinen Sandes angenommen. Seine Knochen sind sehr dünn, wahrscheinlich durch den Löß etwas entkalkt.



Was am Schädel sofort auffällt, ist

einmal seine ungewöhnliche Länge. Es handelt sich dabei nicht um eine normale Dolichocephalie, sondern offensichtlich um eine Verbildung. Das Wachstum des Schädels nach vorn und oben ist gehemmt worden, so daß er sich nach hinten ausbeulen mußte (Abb. 1 u. 3). Dafür spricht, daß



Abb. 2. Dossenheimer Schädel von oben. Tiefe Schnürfurche vor der Lambda-Naht

zweitens die Kranznaht ganz weit nach hinten ausgezogen ist (Abb. 2). Während sie in der Regel fast senkrecht auf der Frankfurter Horizontalen steht und jederseits Richtung in den vorderen Teil der fossa infratemporalis nimmt, bildet sie an unserem Schädel mit der Horizontalen einen Winkel von 118 Grad, und würde, nach unten verlängert, die Stelle treffen, an der squama temporalis, os

frontale, os parietale und ala magna des Keilbeins zusammentreffen. Normalerweise erreicht das os frontale niemals die squama temporalis. Es ist also stark nach hinten gedrückt worden. Die rechte Kranznaht mit außerordentlich starken Zacken ist noch leidlich zu erkennen, die linke ist fast ganz verknöchert. Die beiden Schenkel der Kranznaht laufen spitz aufeinander zu und bilden einen Winkel von etwa 130 Grad. Der Scheitelpunkt des Schädels, auf die Frankfurter Horizontale projiziert, trifft die sutura occipito-mastoidea. Normalerweise liegt er über der fossa mandibularis. Das bedeutet eine Verschiebung nach hinten um mindestens 5 cm.

Drittens. Über das os frontale läuft etwa in der Mitte zwischen glabella und Kranznaht eine etwa 3 cm breite Furche, die in der Medianlinie am tiefsten ist und da, wo sie sich jederseits der Kranznaht nähert, völlig verstrichen ist. Bei Seitenansicht (Abb. 1 u. 3) ist sie deutlich zu sehen. Sie trifft, nach unten verlängert, die Stelle, an der die squama temporalis mit os frontale, os parietale und ala magna des Keilbeins zusammentrifft. In weiterer Verlängerung liegt die sutura zygomatico-temporalis. Auf der rechten Seite ist sie nicht ganz so tief nach unten zu verfolgen wie links.

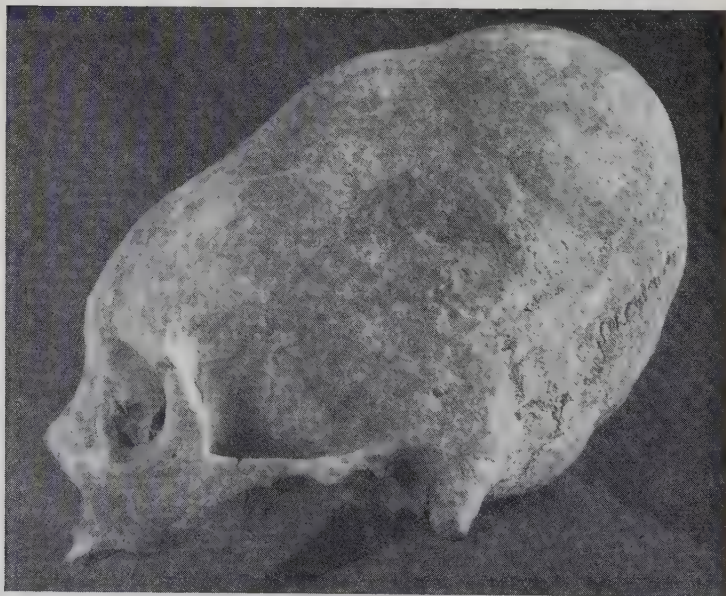


Abb. 3. Dossenheimr Schädel von der Seite

Eine zweite Furche, gleichfalls etwa 3 cm breit, läuft hinter den beiden Kranznähten, also mit 2 Schenkeln schräg nach vorn. Etwa 2 cm oberhalb der squama temporalis ist sie nicht mehr zu fühlen (Abb. 1 bis 3).

Zwischen ihr und der vorderen Furche liegt ein deutlicher Buckel, also im hintersten Stück des os frontale. Von der ersten Furche steigt er langsam an, zur zweiten fällt er etwas steiler ab. Er wird jederseits nach abwärts flacher und schmaler (Abb. 1 u. 3).

Hinter der 2. Furche steigt das Schädeldgewölbe noch etwas an, um dann in steilem Bogen zur Lambdanaht abzufallen. Der Teil des Schädels zwischen bregma und lambda gleicht fast einer Halbkugel. Die Aufnahme von der Seite läßt deutlich seine eigenartige Form erkennen (Abb. 3). Das Stirnbein ist nach unten gedrückt und nach hinten förmlich ausgewalzt. Dadurch sind auch die Scheitelbeine nach hinten gedrängt und nach hinten und lateral ausgebeult worden. Die Entfernung von der glabella bis zum bregma beträgt, mit dem Zentimetermaß auf dem Schädel gemessen, 12 cm, mit dem Tastzirkel 12,5 cm. Das sind höhere Werte, als man sie normalerweise findet. Die kleinen Osteome, zwei davon auf dem os frontale, das linke erbsengroß, das rechte ganz flach, beide dicht neben der Mittellinie, das dritte am lateralen oberen Rand der rechten orbita, stehen wohl im Zusammenhang mit der Verbildung des Schädels (Abb. 1 und 2).

Es kann kein Zweifel bestehen, daß der hier vorliegende Schädel stark deformiert ist, zumal ähnliche Schädel aus der Literatur bekannt sind.

Ehe ich zu einer Deutung der Befunde übergehe, sei auf weitere anatomische Einzelheiten hingewiesen.

Bei der Ansicht von vorn fällt die fliehende, aber vor der Kranznaht sich vorbuckelnde Stirn auf. Tubera frontalia sind nicht deutlich ausgesprochen, es liegt vielmehr über der medialen Hälfte beider Augenhöhlen bis an die vordere Furche heran eine gleichmäßig leicht erhöhte Platte. Die beiden orbitae sind fast viereckig: 3,5:4,0 cm. Am oberen Rand der rechten orbita liegt lateral ein flaches Osteom. Superciliar-Bögen sind sehr schwach (Abb. 4).

Die beiden laminae papyraceae sind infolge Atrophie durchlöchert und gestatten den Einblick in die Siebbeinhöhlen.

Die Nasenbeine sind gut erhalten, die apertura priformis ist 2,6 cm hoch und 2,5 cm breit. Die untere Muschel ist nur links vorhanden.

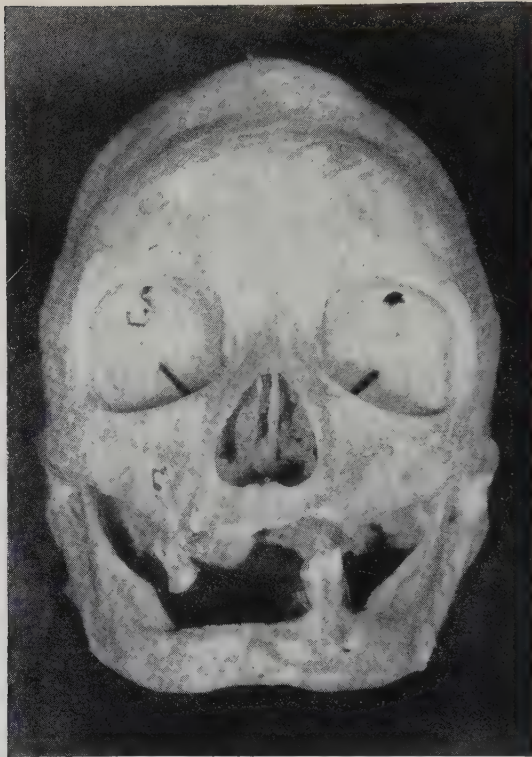


Abb. 4. Dossenheimer Schädel von vorn (Aufn. Prof. Kindler)

Die fossae caninae sind sehr flach. Der Oberkiefer ist nicht prognath. Ihm fehlen die proc. alveolares, bis auf die des rechten Schneidezahns.

Bei der Ansicht von der Seite fallen die beiden Furchen deutlich auf. Man kann vor allen Dingen erkennen, daß die Stirnbeinfurche leicht nach vorne umbiegt, im ganzen gesehen also halbmondförmig erscheint. Die Nasenwurzel ist schwach eingezogen, die Nase kurz. Die Stirn flieht und zeigt zwischen den beiden Furchen den starken Wulst vor der Kranznaht und die halbkugelige Ausbeulung des Schädels hinter dem Scheitel. Die Lambda-Naht ist sehr gut erhalten. Im os occipitale fällt eine schwache Furche auf. Die Warzenfortsätze sind klein (Abb. 1 und 3).

Bei der Ansicht von hinten zeigt sich, daß die squama occipitalis zwar nicht länger ist, als bei anderen Schädeln, aber sie ist





Abb. 5. Dossenheimer Schädel von hinten

kaum gebogen, sondern verläuft wenig gekrümmt bis zum foramen occipitale magnum (Abb. 5). Eine protuberantia occ. ext. ist nicht ausgeprägt, lineae nuchales fehlen fast vollständig. Die crista occ. externa ist nicht vorhanden, ganz im Gegenteil, statt ihrer ist über dem foramen occ. magnum eine deutliche Grube vorhanden.

Dicht unter der kaum fühlbaren protuberantia occ. ex., die mehr eine flache linea nuchalis supraterminalis ist, verläuft eine ganz seichte waagerechte Furche von im ganzen 4 cm Länge und  $1\frac{1}{2}$  cm Breite. In der Mittellinie ist sie durch eine sich nur ganz wenig erhebende crista occ. ext. unterbrochen, die 1,7 cm oberhalb des for. occ. magnun aufhört. Diese waagerechte Furche entspricht der an allen Schädeln vorhandenen seichten Delle zwischen den lineae nuchalis supraterminalis und terminalis. Hier liegt eine 3 mm tiefe Grube von 1,7 cm Länge in der Mittellinie und etwa 2,5 cm größter Breite. Sie wird rechts und links von Wülsten begrenzt, die schräg nach vorn bis dicht an das for. stylomastoideum zu verfolgen sind.

Dieses veränderte Relief dürfte wohl mit der veränderten Haltung des Schädels zusammenhängen, der wegen der Verlagerung des

Gehirns nach hinten ganz anders getragen werden mußte. Dafür spricht auch die starke Wölbung der condyli occipitales nach vorn.

Die Ansicht von unten läßt das in die Länge gezogene foramen occipitale gut erkennen. Es ist nicht annähernd kreisrund, wie gewöhnlich. Sein Längendurchmesser ist um  $\frac{1}{2}$  cm größer als der Querdurchmesser,  $3,5 \times 2,8$  cm. Die sutura speno-occipitalis ist erhalten, und der clivus erhebt sich nur wenig über die Horizontale. Die Choanen sind nur 1,8 cm hoch gegen 2,3 cm bei einem rezenten gleich alten Schädel, die größte Breite beträgt 2,4 cm. Die beiden processus styloidei sind abgebrochen (Abb. 6).



Abb. 6. Dossheimer Schädel von unten

W. Kindler hat den Schädel mit Röntgenstrahlen untersucht, um Form und Größe der Höhlen zu erkennen. Die Stirnhöhlen sind klein, Siebbein und Kieferhöhlen mittelgroß, aber die Keilbeinhöhle ist „bemerkenswert groß, von vorn nach hinten abgeflacht“. Die Warzenfortsätze sind kleinzellig pneumatisiert, Labyrinth- und Schneckenzeichnung sind normal (Abbildungen 1956).



Abb. 7. Unterkiefer von oben



Abb. 8. Unterkiefer von der Seite

Tastet man mit dem Finger vom foramen occ. magnum das Innenrelief des os occ. ab, dann fühlt man in der Medianlinie eine starke Leiste, länger als der Zeigefinger. Sie ist sicher durch den starken Zug der falx cerebri entstanden. Der Unterkiefer (Abb. 7 und 8) zeigt keine nennenswerten Einzelheiten.

Ich verzichte auf weitere Beschreibung von Einzelheiten, die in diesem Falle belanglos sind. Es handelt sich unter allen Umständen um einen mitteleuropäischen Schädel. Aus den Abbildungen 1 bis 8 und den Maßen, die ich folgen lasse, ist alles Wesentliche zu ersehen.

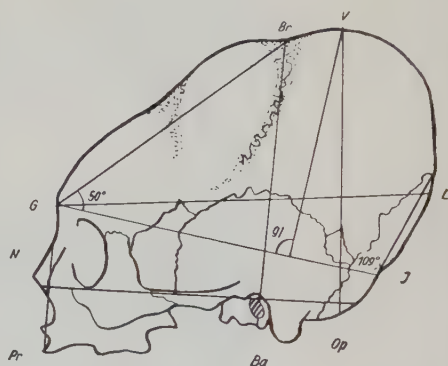
## Schädelmaße (vgl. auch Abb. 8)

Größte Länge .....	18,3 cm
Größte Breite .....	12,3 cm
Größte Schädelhöhe ....	14,0 cm
Kalottenhöhe .....	10,75 cm
glabella-inion .....	15,7 cm
glabella-bregma .....	12,5 cm
glabella-lambda .....	17,9 cm

nasion-lambda .....	18,2 cm
nasion-basion .....	10,0 cm
nasion-opisthion .....	13,1 cm
nasion-prosthion .....	6,0 cm
nasion-inion .....	15,5 cm
Lambda-inion .....	6,7 cm
Basion-prosthion .....	10,0 cm
Basion-sphenobasion ....	2,4 cm
Basion-bregma .....	13,1 cm
Prosthion-akanthion .....	1,1 cm
asterion-asterion .....	9,3 cm
Hormion-Staphylon .....	2,4 cm
porion-bregma .....	13,8 cm

Größte Höhe der orbita ..	3,5 cm
Größte Breite der orbita ..	4,0 cm
Interorbital-Breite .....	2,5 cm
Biauriculae Breite .....	10,8 cm
Breite der apert. pirif. ..	2,5 cm
Höhe der apert. pirif. ..	2,6 cm
Länge der os nasale ....	2,6 cm

Horizontalumfang .....	47,5 cm
Transversalumfang ....	29,0 cm
Jochbogenbreite .....	11,9 cm
Von Spitze zu Spitze d.	
proc. mast. ....	9,8 cm
mast.-mast. ....	11,8 cm
Größte Stirnbreite .....	11,1 cm
Größte Hinterhaups-	
breite .....	9,3 cm
Distanz der Stirnhöcker. ....	5,5 cm
frontotemp.-frontotemp. ....	9,2 cm



Länge des for. occ. ....	3,5 cm
Breite des for. occ. ....	2,8 cm
Breite der pars basalis ..	2,1 cm
an der Naht	
Gaumenlänge .....	4,4 cm
Gaumenendbreite .....	3,6 cm

Ich füge der Vollständigkeit halber noch die Maße einiger Knochen des Skeletts bei, die nicht alle vollständig erhalten waren.

1. Atlas:
 

sagittal durchschnittl.	4,2 cm
ventrale Höhe .....	1,0 cm
dorsale Höhe .....	1,2 cm
2. Axis:
 

sagittal durchschnittl.	4,05 cm
frontal durchschnittl.	5,1 cm
Höhe des Dens .....	1,8 cm
ventrale Höhe .....	2,3 cm
dorsale Höhe .....	1,3 cm

frontal durchschnittl. .... 7,25 cm



3. Halswirbel:  
 sagittal durchschnittl. 3,0 cm  
 frontal durchschnittl. 5,0 cm  
 ventrale Höhe ..... 1,0 cm  
 dorsale Höhe ..... 1,0 cm
4. Brustwirbel:  
 sagittal durchschnittl. 5,6 cm  
 frontal durchschnittl.  
 + Proz. transvers. .. 7,15 cm  
 ventrale Höhe ..... 1,5 cm  
 dorsale Höhe ..... 1,6 cm  
 Länge des proz. Spin. 3,0 cm
5. Sakrum:  
 Gesamthöhe ..... 8,3 cm  
 Gesamtlänge ..... 9,7 cm
6. Clavicula:  
 Gesamtlänge ..... 13,4 cm
7. Re. Scapula:  
 größte Höhe ..... 13,4 cm  
 größte Breite ..... 11,1 cm  
 größte Tiefe ..... 5,6 cm
- Li. Scapula:  
 12,1 cm  
 11,3 cm  
 5,6 cm
8. Re. Humerus:  
 Gesamtlänge ..... 30,0 cm  
 Epikondylenbreite .. 5,0 cm  
 Breite der Trochlea . 2,1 cm  
 Breite des Capitulum 1,9 cm  
 Breite der Fossa  
 olecrani ..... 2,9 cm
- Li. Humerus:  
 29,7 cm  
 4,6 cm  
 1,8 cm  
 1,4 cm  
 2,7 cm
9. Re. Radius:  
 stark zerstört
- Li. Radius ..... 21,4 cm
10. Re. Ulna:  
 stark zerstört
- Li. Ulna ..... 18,7 cm
11. Becken:  
 Gesamthöhe der rechten  
 Beckenschaufel ... 16,2 cm  
 Gesamthöhe der linken  
 Beckenschaufel ... 17,2 cm  
 rechtes durchschnittl.  
 sagittal ..... 11,2 cm  
 linkes durchschnittl.  
 sagittal ..... 12,6 cm

## 12. Rechter Femur:

Gesamthöhe . . . . .	39,6	cm
Durchschnitt des		
Femurkopfes . . . . .	4,1	cm
Durchschnitt des		
Femurhalses . . . . .	2,7	cm
Distanz Kopf-		
Trochant-major . . . . .	8,7	cm
Condylenbreite . . . . .	5,6	cm

## 13. Linker Femur:

Gesamthöhe . . . . .	39,6	cm
Durchschnitt des		
Femurkopfes . . . . .	4,2	cm
Durchschnitt des		
Femurhalses . . . . .	2,9	cm
Distanz-Kopf-		
Trochant-major . . . . .	8,7	cm
Condylenbreite . . . . .	5,4	cm

## 14. Rechte Tibia:

Gesamtlänge . . . . .	33,6	cm
Condylenbreite . . . . .	5,6	cm

## 15. Talus rechts:

Gesamthöhe . . . . .	3,1	cm
Gesamtlänge . . . . .	5,1	cm

## Talus links:

Gesamthöhe . . . . .	3,3	cm
Gesamtlänge . . . . .	5,1	cm

## 16. Calcaneus rechts:

stark zerstört

Calcaneus links . . . . .	4,6	cm
	6,3	cm

### Diskussion

Am Dossenheimer Schädel sind besonders auffallend die beiden Furchen auf der Kalotte und die beiden Wülste, deren eine zwischen den beiden Furchen, die andere dorsal von der hinteren liegt. Der Schädel ist stark von vorn nach hinten gestreckt, der clivus ist kaum geneigt, das for. occ. magnun in die Länge gezogen.

Es gibt eine ganze Reihe ähnlicher Schädel, die Schliz (1905) beschrieben und zusammengestellt hat. Der Dossenheimer Schädel ähnelt am meisten dem bei Kertsch gefundenen, dessen wichtigsten Maße ich hier zum Vergleich anführe:

Größte Länge .....	16,5
Größte Breite .....	11,5
Bregmahöhe .....	12,1
Länge des Stirnbeins .....	12,5
Länge des Scheitelbeins .....	15,0
Kalottenhöhe .....	12,9
Glabella-Inion .....	15,2
Jochbogenbreite .....	12,9
Stirnwinkel .....	76,0

Daß der Dossenheimer Schädel mißbildet ist, kann keinem Zweifel unterliegen. Wie aber die Mißbildung zustande kam, das muß durch Vergleich mit den bisher beschriebenen Schädeln geklärt werden. Hier kommt es auf die Auseinandersetzung mit Schliz an, dem wir die so schöne Zusammenstellung fast aller bisher gefundenen Schädel verdanken. Ich will deshalb der Reihe nach seine Ansichten besprechen. Er stellt fest, daß bei allen untersuchten Schädeln die Ursache der Schädelmißbildung die gleiche ist, da bei nahezu allen die vordere Furche „in ganz gleicher Weise“ verläuft. Da überwiegend an weiblichen Schädeln die Furchen gefunden wurden und die vordere Furche dem Haaransatz entspricht, so führt er sie auf den Druck eines Haarbandes zurück, das die „unbändige Haarfülle“ mancher Kinder zurückhalten mußte. Solche Bänder sind auf zahlreichen antiken Kunstwerken dargestellt, meist bei der Wiedergabe von Göttern, aber auch bei Bildnissen römischer und germanischer Frauen. Einige Beispiele seien angeführt: Die Venus von Milo, die Athene Lemnia von Phidias, der Apollo aus dem Ostgiebel des Zeustempels in Olympia, Diana und Zeus vom Heratempel in Selinunt und – mit zwei Bändern ausgestattet – die Aphrodite von Knidos. Die Reihe ließe sich leicht vermehren.

Ob durch diese Bänder wirklich in allen Fällen die Fülle der Haare gebändigt werden mußte oder ob sie ein Schmuck waren, läßt sich schwer sagen, bei den Frauen mindestens kann man das letztere fast mit Sicherheit annehmen. Die angeführten Beispiele betreffen ja durchweg Erwachsene. Die Furchen unseres Schädels aber müssen in frühester Jugend entstanden sein, das nimmt auch Schliz an. Er hält eine „gewaltsame Deformation direkt nach der Geburt“ für ausgeschlossen, nimmt aber einen „gleichmäßigen dauernden Druck in den ersten Lebensjahren“ an. Ob in dieser Zeit der Haarwuchs schon so stark war, daß ein Band zu tragen nötig wurde, ist doch

wohl zweifelhaft. Man müßte dann vermuten, daß viel mehr solcher Schädel gefunden sein müßten. Der Druck müßte auch recht kräftig gewesen sein, wenn er derartige Mißbildungen herbeiführen konnte. Betrachten wir am Objekt noch einmal die vordere, die Stirnbeinfurche.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie durch eine Binde entstand. Ihr entspricht in allen von Schliz abgebildeten Fällen eine mehr oder weniger starke Einschnürung auf der squama occipitalis. Ihre Richtung liegt damit eindeutig fest, ihre Wirkung ist klar. Sie hat die Stirn gesenkt, fliehend gemacht. Im einzelnen bestehen aber nicht unerhebliche Unterschiede. Wenn man bei lateraler Ansicht glabella mit bregma verbindet, dann liegt das Stirnbein beim Schädel von Nieder-Olm, Villy, Oscöny und Kertsch dieser Linie ganz dicht auf, beim Dossenheimer Schädel ist es etwas weiter entfernt. Bei anderen Schädeln, so Heilbronn 2, Harnham und Velem und St. Veit 2 ist es noch weiter entfernt, die Stirn steigt also steiler an. In manchen Fällen, so bei Grafenegg, Alppersdorf und Belair ist die Stirn zwischen den Schnürfurchen und dem Bregma vorgebuckelt.

Eine so deutliche Schnürfurche über dem Stirnbein kann nur entstehen, wenn die Binde ganz frühzeitig angelegt wird, also schon beim Säugling. Hierfür sprechen auch die neueren Ergebnisse sowjetischer Forscher, die nach Werner (1956) in vermutlich frühhunnischen Hügelgräbern Zentralasiens neben Schädeldeformationen männlicher und weiblicher Erwachsener auch solche von Säuglingen im Alter von 12 bzw. 20 Monaten nachweisen konnten. Dies ist deshalb für unseren Fund von Bedeutung, weil auch seine Deformation geschichtlich mit der hunnischen Kultur zusammenhängt, deren reiternomadische Sitten zur Zeit Attilas bis nach Westeuropa ausgestrahlt haben. Je nach Abhängigkeit der einzelnen Germanenstämme vom Hunnenreich Attilas, findet sich der Brauch der Schädeldeformation bei beiden Geschlechtern mehr oder weniger stark angewendet. In Mitteleuropa lassen sich nur weibliche Deformationen nachweisen, die nach Westen hin abnehmen. So können nach Werner die Deformationen im Gebiet der Alemannen und Franken, zu dem auch die Dossenheimer Fundstelle gehört, nur noch als Ausnahme betrachtet werden.

Der Säugling hat noch keinen unbändigen Haarwuchs, der das Anlegen einer stark einschnürenden Binde notwendig machte. Man



könnte umgekehrt sagen: Wenn beim Säugling schon starker Haarwuchs vorhanden ist, dann kann eine Binde nicht so tief einschneiden, denn die Haare leisten federnden Widerstand. Wir sind deshalb der Ansicht, daß die Stirnbinde in der Absicht angelegt wurde, die Kopfform zu verändern. Fast alle derartig mißbildeten Schädel sind weiblich; wo männliches Geschlecht angegeben wurde, ist es von anderen Autoren angezweifelt worden. Die Zahl der mißbildeten Schädel ist so gering, daß diese Mißbildung etwas Besonderes gewesen sein muß, eine Zeichnung der Trägerin. Der Dossenheimer Schädel ist der einzige bisher in Nordbaden gefundene unter vielen hundert Schädeln (Heukemes).

Wenn die Schnürfurche durch ein Stirnband entstanden ist, dann muß sie mit der kurzen und schmalen Furche unter der protuberantia occ. ext. in Verbindung gebracht werden. Es ist dies die einzige Stelle, an der bei dem flachen Hinterhaupt die Binde einen einigermaßen festen Halt gehabt hätte. Die Binde lag an der Stirn sehr hoch, am Hinterhaupt aber tief. v. Lenhossek (1878) betont, daß durch eine derartige Lage die Stirn „bedeutend niedergedrückt, das Schädeldgewölbe zylinderartig verlängert und nach rückwärts getrieben wird“. Die Stirnbeinfurche verläuft aber auch leicht gebogen nach unten, wobei die Konvexität des Bogens nach hinten sieht. Sie kommt deshalb mit der Scheitelbeinfurche nicht zusammen, wie es bei dem von Schliz beschriebenen weiblichen Heilbronner Schädel der Fall ist. Zwischen beiden liegt vielmehr ein deutlicher Wulst. Bei den 17 Schädeln, die Schliz abbildet, zieht die Stirnbeinfurche deutlich nach hinten und weist mit ihrer Spitze auf das Inion hin. Bei unserem Schädel aber reicht das vordere Ende der Furche in die fossa infratemporalis. Man kann mit dem Finger keine ringförmige Furche um den ganzen Schädel abtasten.

Das spricht nicht dagegen, daß ein Band rings um den Schädel getragen wurde. Es muß aber der Wulst erklärt werden, der hinter der Kreuznaht nach abwärts zieht. Warum ist die Furche nicht auch auf ihm zu sehen und zu fühlen? Die Kraft, die diesen Wulst hervorrief, muß stärker gewesen sein als die einschnürende Wirkung des Stirn-Nacken-Bandes.

Es muß weiterhin erklärt werden, daß die Stirnbeinfurche nicht nur nach hinten, sondern auch nach unten weist. Das ist nur denkbar, wenn man annimmt, daß auch eine Binde nach unten, unter den Unterkiefer gegangen ist. In diesen Gedanken werden wir

bestärkt durch die drei kleinen Osteome, die unter oder gerade vor einer solchen Binde durch Reibung entstanden sein könnten.

Schliz sagt, daß bei allen 17 Schädeln, die er abbildet und beschreibt, die Stirnbeinfurche „eine Protuberanz vor dem Bregma“ aufgeworfen hat. Das ist möglich und wahrscheinlich. Die Scheitelbeinfurche längs der Kranznaht aber soll eine Folge der Pressung zwischen Scheitelbein und Stirnbein „nach schon vereinigter Koronarnaht sein“. Die Furche ist eine „weitere Ausbildung der physiologischen infantil-weiblichen Einsenkung hinter dem Bregma“.

Wenn der Wulst vor dem Bregma durch eine starke Einschnürung des Schädels von der Stirn zum Nacken allein entstanden wäre, dann hätte er sich doch nicht so weit nach unten fortgesetzt. Er wäre oberhalb der Stirn-Nacken-Binde deutlich gewesen, aber nicht auch unterhalb. Die Binde, die ihn hervorrief, hätte rings um den Schädel sichtbar und fühlbar sein müssen.

Die Scheitelbeinfurche wurde nach Schliz bei allen westgermanischen und niederösterreichischen Schädeln gefunden, ebenso bei dem von Velem und Kertsch. Am besten, wenn auch nicht sehr tief, ist sie scheinbar am Heilbronner Schädel zu sehen, wo sie „bis in die Schläfengrube“ hinabläuft (Schliz).

Die Scheitelbeinfurche kann nach Schliz nicht durch eine Binde entstanden sein, sie und die Verbildung des Schädels überhaupt ist eine „ungewollte Nebenwirkung“ der Stirnbeinschnürfurche.

Eine Entscheidung zu fällen, ist schwer, wenn man nicht die deformierten Schädel selbst untersuchen kann und sich nur auf Abbildungen verlassen muß.

An unserem Schädel aber ist die Scheitelfurche so tief wie bei keinem der von Schliz abgebildeten Schädel. Wir können sie nicht als eine Vertiefung der normalerweise vorhandenen leichten Einsenkung ansehen, um so weniger, als die Stirnbeinfurche offenbar flacher ist als an den meisten anderen Schädeln.

Die Furche hinter der Kranznaht kann – Heukemes und Kindler stimmen darin mit mir überein – nicht allein physiologisch sein, sie muß durch eine Binde vertieft worden sein, die vom Scheitelbein zum Unterkiefer ging. Ihre Wirkung war so stark, daß sie den von der Stirnfurche hervorgerufenen Wulst erhöhte, der den Druck der Stirn-Nacken-Binde überwand.

Wir sind also der Ansicht, daß die Verbildung des Schädels nicht nur durch ein Band erreicht wurde, das von der Stirn zum Hinterhaupt ging. Die Furche, die von der Stirnbeinfurche abwärts ging, und die Scheitelbeinfurche müssen ebenfalls durch Binden bedingt sein. Auf Abbildung 9 ist dargestellt, wie wir uns die Wicklung denken. Da die Binden auch um den Unterkiefer gingen, können sie wohl nur nachts angelegt gewesen sein.

Heukemes (1956) hatte zunächst geglaubt, daß die eine Binde vom bregma um den Unterkiefer herum ging. An ihrem höchsten Punkt über dem Bregma war, wie er annahm, ein Ring befestigt, von dem aus das Kind irgendwie an einem Gestell hinter seiner Lagerstatt befestigt war (vgl. Abb. 9, 1956). Wir neigen heute mehr zu der in Abbildung 9 dargestellten Schnürung, wobei dahingestellt bleibt, ob eine, zwei oder drei Binden benutzt wurden.

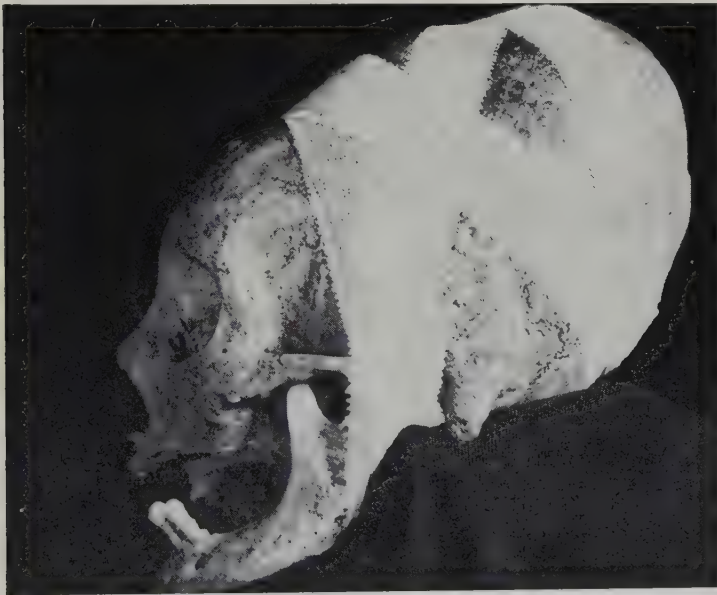


Abb. 9. Vermutete Lage der Binden

Seit der hervorragenden Arbeit Werners (1956) wissen wir, daß die Sitte der Schädelmißbildungen aus dem mongolischen Zentralasien stammt, wo sie 3 bis 400 n. Chr. G. zuerst festgestellt wurde. Mit dem Einfall der Mongolen ist sie nach Europa gebracht worden.

Zahlreiche Funde stammen von der unteren Wolga, 80 % aller gefundenen Schädel waren nach Smirnow (zit. nach Werner) mißbildet. Daraus geht hervor, daß es sich nicht um eine Auszeichnung sozial höher stehender Personen gehandelt haben kann. Am Ende des 5. und zu Beginn des 6. Jahrhunderts wurde die Sitte, Schädel zu mißbilden, besonders häufig in Thüringen geübt.

Wie bereits oben erwähnt, zählen Deformationen in unserem Fundgebiet zu großen Seltenheiten. Werner vermutet wohl richtig, daß wir sie mit der Einheirat stammesfremder Frauen, vielleicht thüringischer Volkszugehörigkeit, zu erklären haben. Jedenfalls ist „der Brauch der künstlichen Schädelverbildung . . . in diesen weiten Räumen als ein einheitlicher zusammenhängender Komplex“ anzusehen (Werner). Der Dossenheimer Schädel, der sicher aus fränkischer Zeit stammt, dessen Bestattung in der 1. Hälfte des 6., möglicherweise zu Anfang des 7. Jahrhunderts stattgefunden haben muß, ist deshalb einer der letzten Schädel mit solcher Mißbildung. Es ist auffallend, daß er so stark verändert ist, denn die Sitte der Mißbildung war im Schwinden, die alte Frau war unmodern, sie paßte nicht mehr in die Zeit und wurde deshalb abseits bestattet.

v. Lenhossek (1878) berichtet, daß man auch zwei Binden angelegt hat, „eine über die Mitte der Stirn und die andere über die Stirnfontanelle“, ja sogar eine dritte „an der unteren Hälfte der Stirn“. In diesen beiden Fällen lag aber an der Schuppe des os occipitale eine „harte Platte oder Schiene“, über der die Binden geknotet wurden. Das kann bei unserem Schädel nicht der Fall gewesen sein, da die Form der Hinterhauptsschuppe gegen eine solche Platte spricht. Die Scheitelbeinfurche weist zudem nicht nach hinten, sondern nach unten. Unser Schädel entspricht auch keinem der von ihm abgebildeten mißbildeten Schädel, am ehesten noch dem Schädel D auf S. 27.

Kindler hat kürzlich (1957) im Anschluß an den hier beschriebenen Schädel zahlreiche künstliche Schädeldeformierungen aus aller Welt zusammengestellt und sich der Meinung Werners (1956) angeschlossen, daß vor allem durch die Hunnen die Sitte künstlicher Schädelmißbildung nach Ost- und Mitteleuropa gekommen ist.

### Zusammenfassung

Ein 1955 in der Nähe Heidelbergs bei Dossenheim gefundener, sehr gut erhaltener, verbildeter Schädel wird beschrieben. Das



weibliche Skelett, dem er zugehörte, wurde in einem fränkischen Einzelgrab gefunden. Die Bestattung muß etwa im 6. Jahrhundert n. Chr. G. erfolgt sein. Die Sitte der Schädelverbildung stammt aus dem mongolischen Zentralasien und wurde von den Hunnen nach Europa gebracht. Der beschriebene Schädel dürfte einer der letzten, derartig verbildeten Schädel sein.

### Schrifttum

Dingwall, E. J.: Artificial Cranial Deformation, London 1931. — Heukemes, B., Hoepke, H., und Kindler, W.: Ruperto-Carola, Jg. 8, Bd. 19, 1956. — Kindler, W.: Die Umschau in Wiss. u. Technik. Sept. 1957. — Röntgenol. Unters. eines künstl. deform. Schädels a. d. Völkerwanderungszeit. Fortschr. a. d. Gebiet d. Röntgenstrahlen u. d. Nuklearmedizin, Bd. 97, 1957 — Lenhossek v., I.: Die künstl. Schädelverbildungen. Budapest 1878 Bd. 1. — Martin, R.: Lehrbuch d. Anthropol., 2. Aufl. Jena 1928. — Ranke, J.: Der Mensch. 2. Bd. 3. Aufl., Leipzig u. Wien 1911. — Rathke: Müllers Arch. 1843. — Schliz, A.: Atch. f. Anthropol., N. F. Bd. 3, 1905. 191 ff. — Werner, J.: Beiträge z. Arch. d. Attila-Reiches, Abh. d. Bayr. Akad. d. Wiss. N. F. 38 A, München 1956. 5 ff.

Prof. Dr. Hermann Hoepke,  
Heidelberg, Brunnengasse 1, Anatomisches Institut

## **Die Morphologie der oberflächlichen Facialismuskulatur beim Schaf (*Ovis aries*)<sup>1</sup>**

Von

**B. Klaus**

Mit 8 Abbildungen

(Eingegangen am 20. November 1957)

### **Einleitung**

Der Facialismuskulatur der Säuger kommt, wie die früheren Untersuchungen u. a. bei Hund und Katze (Huber, 1918, 1923) sowie bei den Nagetieren (Meinertz, 1941) gezeigt haben, unstreitig eine morphologische Wertigkeit zu. Besonderes Interesse hat neuerdings die Facialismuskulatur bei den Ungulaten gefunden, aus deren Formenkreis *Orycteropus aethiopicus* (Frick, 1952), *Sus scrofa* (Nikolai, 1953), *Cervus alces* und *Ovibos moschatus* (Meinertz, 1954; 1956) untersucht wurden.

Mit der Beschreibung der Facialismuskulatur bei *Ovis aries* soll ein weiterer Beitrag zur Morphologie dieser Muskelgruppe geleistet werden.

Unsere Kenntnisse über die Facialismuskulatur der übrigen Ungulaten sind derzeit noch dürftig und beschränken sich auf die wenig eingehenden descriptiven Angaben der Lehrbücher der Veterinär-anatomie, in denen die Muskelgruppen nach (pseudo)-funktionellen Gesichtspunkten gegliedert sind, so daß Vergleiche zwischen verschiedenen Formen sehr erschwert, meist sogar unmöglich werden. Eine rein descriptive Darstellung an einigen wenigen Haustieren stellt noch keine vergleichend anatomische Betrachtung dar. Im

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

Gegensatz dazu wurde in dieser Untersuchung besonderer Wert auf die Innervation der einzelnen Muskeln gelegt, aus der allein sich Hinweise für ihre phyletische Gliederung ergeben.

### Material und Methode

Zur Untersuchung der oberflächlichen Facialmuskulatur standen zwei Köpfe von ausgewachsenen Schafen (*Ovis aries* A ♀ und B ♀) zur Verfügung.

Die Präparate wurden mit 10 %igem Formalin injiziert und in Alkohol aufbewahrt.

Zur besseren Darstellung der feinen Nervenäste wurde 20%ige Salpetersäure aufgeträufelt oder damit getränkter Zellstoff aufgelegt. Die Untersuchung wurde teilweise mit Hilfe einer Lupenbrille durchgeführt.

## I. Das Platysma und seine Derivate

### 1. *Platysma myoides*

Das *Platysma myoides* bildet beim Schaf die oberflächliche Lage der Facialismuskulatur, da ein *Sphincter colli superficialis*, der von Huber bei der Katze und von Meinertz bei einigen Nagern beschrieben wird, fehlt.

Huber gibt als ursprüngliches Verhalten bei den Säugetieren eine Ausdehnung des *Platysma* bis in die Nackengegend und einen Ursprung von der dorsalen Medianlinie an. Bei Hund und Katze besteht das *Platysma* aus zwei Schichten, die sich hinter dem Ohr zu einer einheitlichen Muskellage vereinigen. Die oberflächliche Schicht wird vom *Ramus colli nervi facialis*, die tiefe Schicht dagegen von einem Ast des *Ramus retroauricularis* I innerviert. Huber stellte eine enge Beziehung zwischen der tiefen Schicht des *Platysma* und der *retroauriculären* Muskulatur fest. Diese tiefe *Platysmaschicht* stimmt also grundsätzlich mit dem *Platysma cervicale* überein, das Meinertz bei den Nagern beschreibt. Er fand hier einen engen Zusammenhang mit der 3. *retroauriculären* Schicht. Beide werden von Ästen des *Ramus retroauricularis* I innerviert.

Auch Frick fand bei *Orycteropus* zwei Lagen des *Platysma*, das bei dieser Form seinen Ursprung auf die Außenseite des Radius verlagert hat. Da beide Lagen von Zweigen des *Ramus colli nervi facialis* innerviert werden, kann es sich hierbei nur um eine *Pars superficialis* und *Pars profunda* des *Platysma myoides* handeln. Als *Platysma cervicale* identifizierte Frick ein rudimentäres Faserbündel der 3. *retroauriculären* Schicht.

Meinertz beschreibt beim Elch ein *Platysma cerv.*, das er in topographischer Hinsicht zur cervico-auriculären Muskulatur zählt. Bei dem von ihm ebenfalls bearbeiteten Moschusochsen fehlt das *Platysma cervicale* allerdings völlig. Hier bildet das *Platysma myoides* eine einheitliche Muskelplatte. Zu dem gleichen Befund kam Nikolai beim Schwein. Er konnte zwar bei einem Individuum einige abweichende Fasern feststellen, die sich aber nicht mit Sicherheit als Restbildung eines *Platysma cerv.* ansprechen lassen.

Bei *Ovis aries* läßt sich ein *Platysma cervicale* nicht nachweisen. Es scheint also bei den Ungulaten mehr oder weniger zurückgebildet zu sein.

Übereinstimmend mit den Befunden beim Moschusochsen und Elch weist das *Platysma myoides* beim Schaf eine sehr geringe Differenzierung auf. Die schon von Meinertz geprägten Bezeichnungen der einzelnen Teile des *Platysma*, die Nikolai noch übernehmen konnte: *Pars zygomatica*, *Pars buccalis* und *Pars mentalis* sind bei Schaf nicht anwendbar. Das *Platysma myoides* von *Ovis aries* bildet eine dünne, einschichtige Muskelplatte, die als Ganzes gesehen einen caudo-rostralen Verlauf hat. Das *Platysma* hat seinen Ursprung an der dorsalen Mittellinie aufgegeben und kommt jetzt von einer Linie, die etwa vom Muschelgesäß des Ohres schräg nach caudo-ventral über den Hals verläuft, die Medianlinie aber nicht erreicht (Abb. 1). Der Ursprung der Fasern am Hals bildet einen leichten nach dorsal, konvexen Bogen. Der größere, ventrale Teil zieht zum Mundwinkel bzw. zur Unterlippe, die nach dorsal anschließende Muskelpartie endet etwa in Höhe des ventralen Randes des *M. zygomatico-labialis*. Die dritte und dorsale Portion nimmt ihren Ursprung etwas rostral der erwähnten Ursprungslinie, wobei sie die *Pars auris* unbedeckt läßt. Sie zieht in einem nach ventral konvexen Bogen rostralwärts und läuft am unteren Rande des *M. orbicularis oculi* aus. Über dem *Oszygomaticum* überdeckt sie den Ursprung des gleichnamigen Muskels. Eine dichtere Platte bildet nur die ventrale Portion des *Platysma*. Die beiden anderen Teile sind sehr dünn, die Fasern durch reichliches Bindegewebe voneinander getrennt. In der ventralen Mediane trifft das *Platysma* nicht mit der Gegenseite zusammen, vielmehr stehen die scharf begrenzten Ränder beider Seiten im caudalen Bereich auseinander (etwa 4 cm). Nach rostral zu nähern sich die Muskelplatten und verlaufen zum Ansatz hin in einem kleinen, der Medianlinie zugewand-



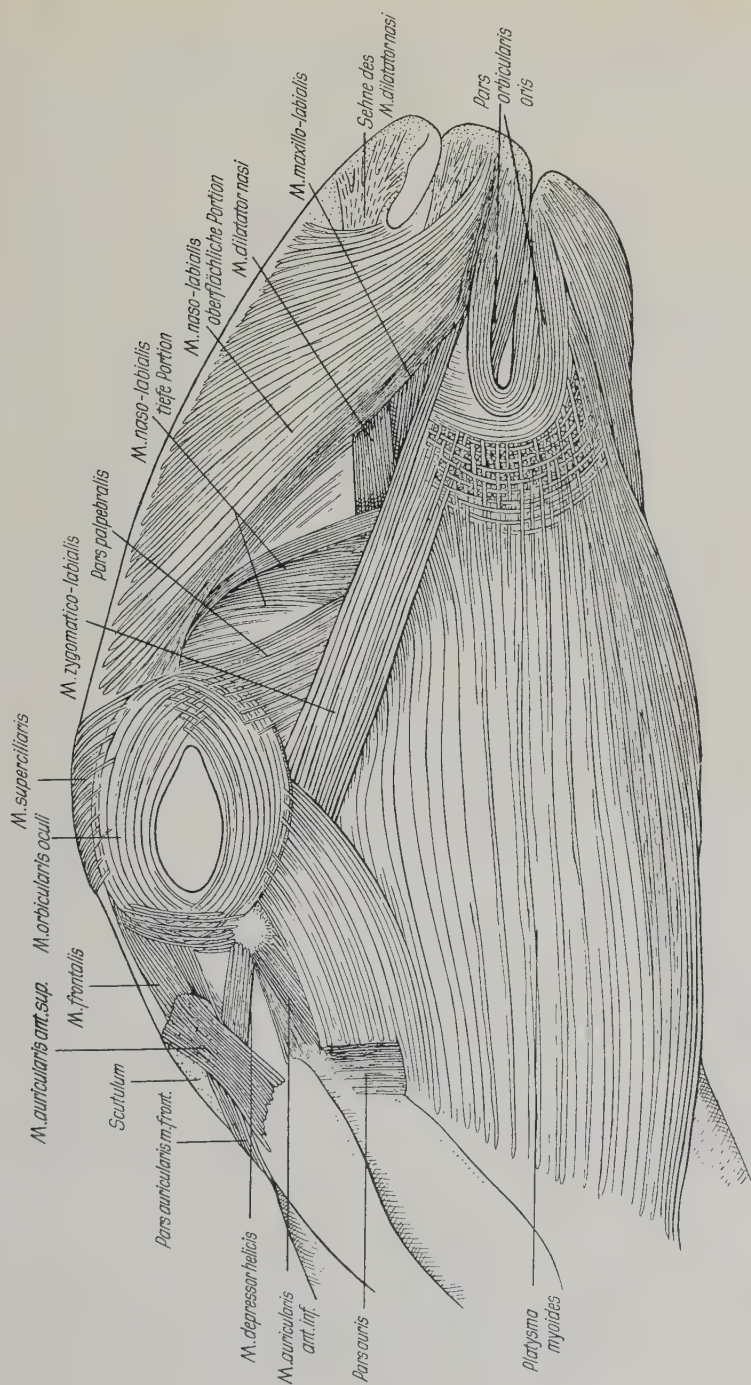


Abb. 1. *Ovis aries* A, Ansicht von rechts. *Platysma myoides*, *Sphincter colli profundus* und seine Derivate

ten konvexen Bogen. Die am weitesten ventral gelegenen Fasern verschwinden in dem Spalt zwischen *M. mentalis* und der *Pars orbicularis oris*, während sich die dorsal folgenden mit den oberflächlichen, halbkreisförmigen Fasern der *Pars orbicularis oris* durchflechten.

### Ohrknorpel und Scutulum (Abb. 2)

Das *Platysma myoides* beim Elch und Moschusochsen ähnelt im großen und ganzen dem des Schafes. Beide besitzen als *Platysma* eine einheitliche Muskelplatte, deren Fasern divergierend zum Ansatz verlaufen und in allen Fällen teils mehr oberflächliche, teils nähere Beziehungen zum *M. zygomatico-labialis* aufnehmen. Beim Moschusochsen wird das *Platysma* vom caudo-dorsalen Teil des *Zygomaticus* in zwei Schichten gespalten. So kann man vielleicht verstehen, warum Ruge einen genetischen Zusammenhang des *Platysma myoides* mit dem *M. zygomatico-labialis* vermutet.

Boas hat in seiner Arbeit über „Ohrknorpel und äußeres Ohr der Säugetiere“ die unterschiedliche Form des Ohrknorpels bei den ein-

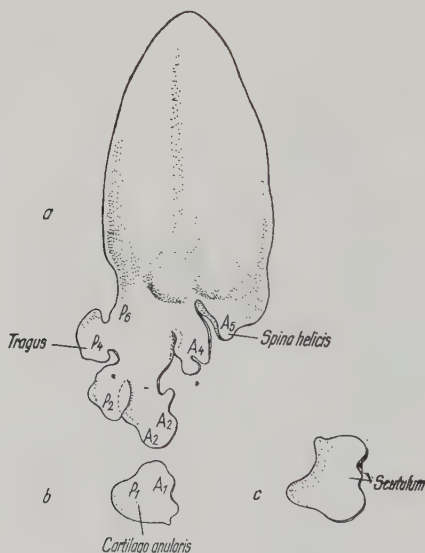


Abb. 2. Cartilago auriculæ

a) Mazerierter rechter Ohrknorpel aufgerollt, konkave Seite.

A 1 bis A 7 Anteron 1 bis 7

P 1 bis P 7 Posteron 1 bis 7

b) Cartilago anularis

c) Scutulum

zelen Säugern in ein einheitliches Schema eingeordnet, das allen weiteren Untersuchungen als wertvolle Stütze dienen kann. Grundsätzlich unterscheiden wir nach Boas am Vorder- und Hinterrand des Ohres jeweils 6 Einschnitte, durch die 7 Knorpelvorsprünge bedingt sind: Anteron 1 bis 7, Posteron 1 bis 7.

Beim Schaf gehen die Incisurae zwischen Anteron 1 und 2 und Posteron 1 und 2 so ineinander über, daß sie das proximale Ende des Ohrknorpels als *Cartilago anularis* (Küraß) abgliedern. Dieses Knorpelstück ist mit dem knöchernen Gehörgang durch Bindegewebe beweglich verbunden und bildet mit dem anschließenden zusammengerollten Teil des Ohrknorpels, dem *Tubus auris*, den knorpeligen Gehörgang. Anteron 5 (*Spina heliceis*) und Posteron 4 (*Tragus*) stoßen am Ende des Gehörganges zusammen. Dabei ist der knorpelige Gehörgang so zusammengerollt, daß das Posteron 4 innen von Anteron 5 liegt. Die *Cartilago anularis* ragt nur mit dem proximalen Ende aus dem *Tubus auris* heraus, innen ist sie bindegewebig und verschieblich mit dem *Tubus* verbunden. Die Verschieblichkeit der *Cartilago anularis* einerseits gegen den knöchernen Gehörgang und andererseits gegen den *Tubus auris* müssen dem Ohr eine recht gute Beweglichkeit verleihen. Die breite Incisur zwischen Posteron 2 und Anteron 2, die Boas beim Schaf angibt, besteht auch bei den von mir untersuchten Individuen. Hierbei legt sich im aufgerollten Zustand das Posteron 2 zum Teil über den dorsalen Abschnitt von Anteron 2. Posteron 2 überdeckt im eingerollten Zustand Posteron 4. Den proximalen Abschnitt des Anteron 6 und den kleinen Fortsatz von Anteron 5, die Boas beschreibt, konnte ich nicht finden. Auch Boas stellte das Fehlen von Anteron 3 und 7 beim Schaf fest, ebenso von Posteron 3, 5 und 7. Die *Plica principalis* und der *Sulcus transversus* sind nicht ausgebildet. Zwischen Anteron 4 und 5 befindet sich eine tief eingezogene Incisur, die die Form des Muschelgesäßes mitbedingt und außerdem mit der distalen Kante als Ansatz für den *M. mandibulo-auricularis* dient. *Concha* und *Tubus auris*, der durch Bindegewebe vervollständigt ist, sind gegeneinander winklig abgelenkt und ein wenig spiralig gedreht.

### *Cartilago scutularis*

Das *Scutulum* spielt bei der Differenzierung der fronto-auriculären Muskulatur eine wichtige Rolle. Es soll sich durch den Zug der

Muskulatur von der Spina helicis der Ohrmuschel abgegliedert haben. Nach Futamura erfolgt beim Schwein die vollständige Abtrennung oft erst längere Zeit nach der Geburt. Beim gerade geburtsreifen Schaf fand sich das Scutulum bereits völlig isoliert.

Das Scutulum hat die Form eines Rechtecks, an dessen einer Längsseite ein Dreieck angesetzt ist (Abb. 2). Die Ecken des Scutulum sind alle abgerundet. Von der dorso-rostralen Ecke zieht ein kleiner Kamm quer zur ventralen Kante; ihm entspricht eine Fovea auf der Unterseite. Das Rechteck ist in sich noch ein wenig spiralig verdreht; die caudo-ventrale Ecke steht höher als die rostro-dorsale. Im Ganzen liegt das Scutulum so, daß der Dreiecksteil mit seiner stark abgerundeten Spitze zwischen Ohr und Auge nach ventral zeigt. An seiner ventro-rostralen Kante setzen die Frontalisanteile an, während die übrigen Muskeln am rechteckigen Teil enden. Am rostralen Teil der dorsalen Kante setzt der *M. interscutularis* an und begegnet dem *M. auricularis anterior superior*, der einen größeren Teil der Oberfläche des Scutulum zur Insertion benötigt. Den caudalen Anteil der dorsalen Kante benutzt die 1. Schicht der retroauriculären Muskulatur als Ansatz. Die Unterseite des Rechtecks dient der 3. retroaur. Schicht und dem *M. subcutulo-auricularis* als Ursprung, dabei liegt die 3. Schicht teilweise noch unter dem *Subscutulo-auricularis*, also mehr vom Scutulum weg.

## 2. Die retroauriculäre Muskulatur

Huber, Frick und auch Meinertz (bei einigen Nagern und beim Elch) haben für die Ableitung der retroauriculären Muskulatur vom Platysma noch sichtbare Beweise in dem muskulären Zusammenhang mit dem Platysma cervicale und in den Innervationsverhältnissen.

Auch beim Schaf findet sich die typische Gliederung in drei Schichten, die schon Huber und Meinertz gefunden haben und die Frick und Nikolai bestätigen konnten. Die drei Schichten sind durch Bindegewebe und Fett gut gegeneinander abgegrenzt, so daß sie sich viel leichter darstellen lassen als bei Hund, Katze und *Orycteropus*. Von der retroauriculären Muskulatur haben sich, wie bei allen bisher beschriebenen Formen, Faserbündel isoliert. Sie haben ihren Ursprung in der Nacken- und Scheitelgegend aufgegeben und sind als selbständige Muskeln auf der Ohrmuschel zu finden: *Mm. auriculares proprii*. Zu diesen Abkömmlingen der



retroaur. Muskulatur zählen auch der *M. helcis retroauricularis*, der in die Concha auris hinein verlagert wurde, und der *M. mandibulo-aur.*, der bei manchen Säugern, u. a. beim Erdferkel, seinen Ansatz an der Mandibula gefunden hat. Beim Schaf inseriert er jedoch wie beim Schwein und Elch am Proc. zygom. des Os temporale. Es besteht auch hier kein sichtbarer Zusammenhang mehr mit der Ursprungsmuskulatur, aber die Innervation durch die retroaur. Äste des *N. facialis* konnte als Beweis herangezogen werden. Beim Moschusochsen fehlt der *Mandibulo-auricularis* ganz.

### 1. Schicht: *M. cervico-auriculo-occipitalis*

Huber beschreibt beim Hund die 1. Schicht der retroauriculären Muskulatur als eine einheitliche zusammenhängende Platte. Ebenso fand Frick bei *Orycteropus* eine geschlossene Muskelplatte. Bei beiden Formen hat diese Muskeleinheit allerdings verschiedene Insertionspunkte an Concha, Scutulum und Galea, die zur Einteilung des Muskelindividuums in mehrere Portionen führten. Nach Nikolai ist der Muskel beim Schwein zunächst ungegliedert und erst nahe am Scutulum in drei Portionen zu scheiden. Bei *Ovis aries* bildet die 1. Schicht keine geschlossene Platte. Sie kann vielmehr in zwei Anteile geschieden werden, eine *Portio cervico-scutularis* und eine *Portio cervico-scutulo-auricularis* (Abb. 3). Die Veterinär Anatomen sprechen von einem *M. cervico-scutularis* und einem *M. adductor medialis*.

Bei zwei Schafen haben sich nun bezüglich der 1. Schicht verschiedene Befunde ergeben:

Bei Schaf A liegen die beiden Portionen teilweise übereinander. Der größte Teil der *Portio cervico-scutulo-auricularis* zieht zum Ohr. Von ihr gliedert sich eine winzige *Portio interscutularis* (Abb. 3) ab. Die erste Schicht hat ihren von Huber, Meinertz und Frick beschriebenen Ursprung am Ligamentum nuchae und der dorsalen Medianlinie aufgegeben. Ihr Ursprung liegt im Bindegewebe über den beiden anderen Schichten der retroauriculären Muskulatur und über dem *M. trapezius*. Eine *Portio occipitalis*, wie sie Huber und Frick beschreiben, oder einen *M. occipitalis*, wie ihn Nikolai beim Schwein und Meinertz beim Elch, aber nicht beim Moschusochsen fand, konnte ich bei *Ovis aries* nicht nachweisen.

Der oberflächlichere Anteil der 1. Schicht, die *Portio cervico-scutularis*, kommt relativ weit hinten vom Nacken. Sie entspringt

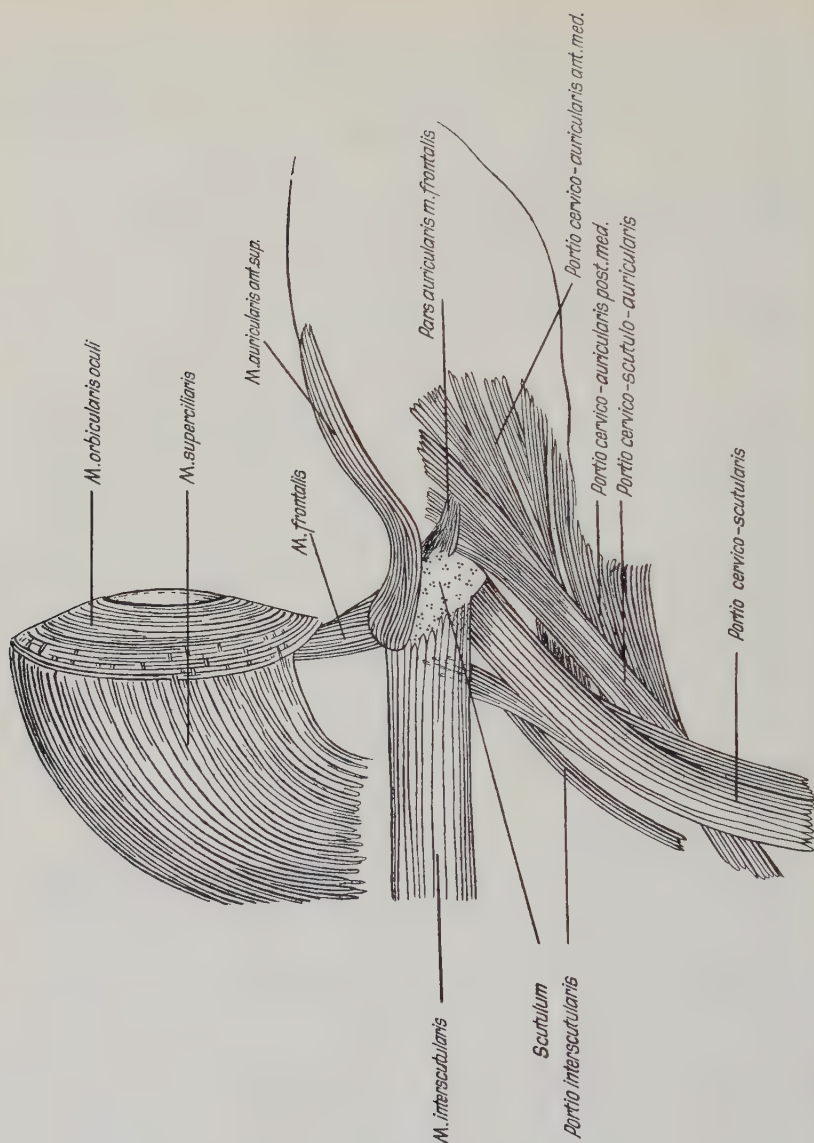


Abb. 3. Ovis aries A, rechte Seite, Ansicht von dorsal  
Retroauriculäre Muskulatur, Derivate der Pars intermedia dorsalis des Sphincter colli profundus

etwa 1 cm von der dorsalen Medianlinie entfernt und verläuft von dort aus schräg zur dorso-caudalen Ecke und dem caudalen Drittel der dorsalen Kante des Scutulum (Abb. 3). Die Portio cervico-

scutularis ist ein schmaler Muskelstrang, der sich aus zwei Anteilen zusammensetzt. Diese liegen allerdings nicht in einer Ebene nebeneinander, sondern sind übereinandergeschoben. Der untere Strang entspringt etwas weiter rostral in mehreren, gut abgegrenzten Muskelbündeln. Er ist im größeren caudalen Teil durch Fett und Bindegewebe von dem darüber liegenden getrennt, während er im rostralen Gebiet untrennbar mit diesem verbunden ist. Dabei weicht der obere Strang mehr nach dorsal, der untere nach ventral ab, so daß beide im ursprungsnahen Gebiet nebeneinander verlaufen. Ein Bündel der Portio cervico-scutularis gelangt dabei nicht bis zum Scutulum, sondern endet im Bindegewebe in der Nähe des caudalen Scutulumrandes. Außerdem sondert sich ein ebenfalls sehr kleines und schon erwähntes Bündel ab, das nach rostral verläuft. Es endet zwischen den Interscutularisfasern und unter dem M. interscutularis. Ich möchte in Anlehnung an die Befunde von Nikolai diese Fasern als Portio interscutularis ansprechen. Die tiefere Portion der 1. Schicht entspringt weiter rostral als der superficielle Anteil. Sie unterkreuzt letzteren und zieht zum Muschelrücken, divergiert im ansatznahen Gebiet und inseriert in angedeutet zweizipfelter Fächerform auf dem Muschelrücken. Der Ansatz überdeckt einen großen Teil der hier ebenfalls endenden 2. Schicht. Einige wenige Fasern der Portio cervico-scutulo-auricularis spalten sich ab und setzen an der Unterfläche der caudalen Kante des Scutulum an. Die Innervation durch den gleichen Ast aus dem Ramus retroauricularis II beweist tatsächlich die Zugehörigkeit der beiden Portionen zur 1. Schicht.

Ähnliche Verhältnisse beschreibt Meinertz beim Elch. Auch hier ist die mehr oberflächliche Portio cervico-scutularis in zwei Anteile aufgliedert, die sich übereinanderschieben. Einfachere Verhältnisse liegen bei Schaf B vor. Beide Portionen verlaufen nebeneinander, sind aber nicht zu einer Einheit verschmolzen, sondern weit, bis fast zum Ursprung zurück, gespalten. Dabei verläuft die Portio cervico-scutularis rostral von der Portio cervico-scutulo-auricularis, die in diesem Falle eigentlich nur eine Portio cervico-auricularis ist. Sie zieht ohne Abspaltung von Fasern zum Muschelrücken und entfernt sich dabei immer mehr von der anderen Portion, ohne diese gekreuzt zu haben.

Beim Moschusochsen beschreibt Meinertz auch diese einfacheren Verhältnisse.

2. Schicht: *M. cervico-auricularis med.* (Abb. 3)

Von Frick, Huber und Nikolai wird wiederum ein im Ursprungsbezirk einheitlicher Muskel beschrieben, der sich erst im weiteren Verlauf in zwei Portionen gliedert:

Portio cervico-auricularis ant. med.

Portio cervico-auricularis post. med.

Meinertz fand beim Elch drei der 2. Schicht angehörende Muskelindividuen, die im ursprungsnahen Drittel nicht zu trennen waren. Die von ihm benannten *M. occipito-auricularis ant. med.* und *M. cervico-auricularis med.* dürften in etwa der Portio cervico-auricularis ant. med. bei den anderen Autoren entsprechen. Beim Moschusochsen fanden sich nur zwei, aber wie bei *Ovis aries* vom Ursprung an getrennte Muskeln. Die *Portio cervico-auricularis ant. med.* (Abb. 3) entspringt bei *Ovis aries* über dem *Os parietale*. Die recht kräftige, breite Portion zieht von dorsal nach caudo-ventral. Die caudalen Fasern dieser Portion laufen unter dem *Scutulum* durch, ohne dort zu inserieren. Sie folgen den übrigen Bündeln der Portion weiter über das Muschelgesäß zum Muschelrücken. Die Portio cervico-aur. ant. med. unterkreuzt die 1. Schicht vor ihrem Ansatz, zu dem hin die Fasern divergieren, und dann laufen sie in zwei kurzen, breiten Zipfeln aus. Dabei wird ein großer Teil der *Mm. transversi* überdeckt. Die Portio cerv. aur. ant. med. müßte nach ihrem Verlauf und der Insertion in der Lage sein, die Ohrmuschel aufzurichten. Sie wird von den Veterinäranatomen, die bei der 2. Schicht zwei verschiedene Muskeln beschreiben, als *M. levator auris med.* bezeichnet. Der *M. abductor auris longus* der Veterinäranatomen, die *Portio cervico-auricularis post. med.*, nimmt seinen Ursprung ganz nahe der dorsalen Mittellinie vom *Os occipitale* (Abb. 3). Die Fasern ziehen leicht konvergierend auf das Ohr zu und divergieren dann im ansatznahen Teil. Dabei wenden sie sich von caudal her auf die ventrale Seite des Muschelgesäßes. In Höhe des Ansatzes der Pars auris inseriert die Portio cervico-auricularis post. med. an der *Eminentia conchae*, wobei ihre lateralen Fasern noch unter die Pars auris gelangen und dort enden. Diese Portion kommt wohl als Rotator und Retractor des Ohres in Frage. Die ausgesprochene Zweiteilung der 2. Schicht, die sich beim Moschusochsen und Schaf fand, muß wohl als fortschreitende Differenzierung angesehen werden. In diesem Geschehen nimmt die Anordnung der Muskulatur beim Elch eine Mittelstellung ein.



### 3. Schicht: *M. scutulo-auricularis profundus* (Abb. 4)

Die dem *M. cervico-auricularis profundus* anderer Autoren entsprechende Schicht ist beim Schaf besser als *M. scutulo-auricularis profundus* zu bezeichnen, da sich der Muskel nur zwischen Scutulum und Ohrmuschel erstreckt.

Den eigentlichen Verlauf der 3. Schicht kann man erst feststellen, wenn man das Scutulum nach rostral klappt. Die 3. Schicht nimmt im Gesamten ihren Ursprung an der Unterfläche des Scutulum. Sie benutzt eine Ursprungsfläche, die sich schräg von der dorsalen Kante im rostralen Teil bis zur caudo-ventralen Kante erstreckt. Nach dem Ursprung zu konvergieren die Fasern ein wenig zu einem drehrunden Strang, um dann nach kurzem Verlauf zum Ansatz hin zu divergieren. Die 3. Schicht inseriert dreizipfelig unter der zweiten. Dabei reichen die Fasern aber nur ein kurzes Stück auf den Muschelrücken hinauf, der Hauptteil endet bereits am Gesäß. Klappt man das Scutulum in seine normale Lage, so haben die Fasern, die zum Muschelrücken ziehen, einen S-förmigen Verlauf. Die mehr dem oralen Rande zustrebenden Fasern beschreiben einen nach caudal konkaven Bogen. Der ansatznahe Teil der dritten Schicht umgreift die Ohrmuschel ein wenig, reicht aber bei weitem nicht so weit nach lateral wie die *Portio cervico-auricularis post. med.* und kann diese nur als Rotator, nicht aber als Retractor unterstützen. Hier handelt es sich um den *M. abductor brevis* der Veterinäranatomen.

Bei *Orycteropus* (Frick) und *Sus scrofa* (Nikolai) dehnt sich die 3. Schicht nicht nur zwischen Scutulum und Ohr aus. Sie zieht bei beiden Formen vom Nacken zum Ohr, liegt also weiter caudal.

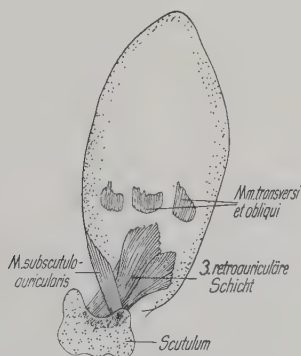


Abb. 4. Rechter Ohrknorpel mit Muskeln von medial  
3. retroauriculäre Schicht, *M. subscutulo-auricularis*, *Mm. transversi et obliqui*

Nur Huber erwähnt beim Hund noch einen Muskelteil, der sich zwischen Scutulum und Eminentia conchae befindet. Er gehört allerdings der 2. Schicht an und stand ursprünglich in Verbindung mit dem M. cervico-scutularis med. Durch Einlagerung des Schildchens wurde die Einheit zerstört. Möglicherweise ist der von Huber als M. scutulo-auricularis med. bezeichnete Muskel bei den anderen Formen unter dem Druck der übrigen retroauriculären Muskulatur atrophiert und verschwunden. Die Schichten bei den einzelnen untersuchten Säugern stimmen nicht immer ganz überein. Die von Frick und mir beschriebene caudale Portion der 2. Schicht entspricht im Verlauf der 3. retroaur. Schicht von *Sus scrofa*. Um eine Verwechslung der Schichten beim Schaf kann es sich kaum handeln, da die Schichten, wie schon erwähnt, in ihrem ganzen Verlauf gut trennbar sind. Auch stimmen die Innervationsverhältnisse mit den übrigen Befunden überein. Während *Sus scrofa*, *Orycteropus* und *Ovis aries* in der 3. Schicht einen einheitlichen Muskel besitzen, fand Meinertz bei *Cervus alces* und *Ovibos moschatus* je zwei Muskelindividuen in dieser Schicht.

Die unterschiedlichen Befunde an der retroauriculären Muskulatur der einzelnen Formen ergeben deutlich das Bild eines sich in diesem Bereich abspielenden Differenzierungsprozesses.

#### *Mm. auriculares proprii*

Zu den *Mm. auriculares proprii* gehören einerseits die *Mm. transversi et obliqui*, die noch Beziehungen zur Stammuskulatur erkennen lassen und sich auf dem Muschelrücken ausbreiten, zum anderen der *M. helcis retroauricularis* und der *M. mandibulo-auricularis*. Sie sind auf die Vorderseite der Muschel verlagert. Ihre Zugehörigkeit zur retroauriculären Muskulatur läßt sich endgültig nur auf Grund der Innervation nachweisen, was beim Schaf aber nicht zufriedenstellend gelungen ist. Huber betrachtet die *Mm. auriculares proprii* als Derivat der 3. Schicht, während Meinertz sie der 1. und 2. Schicht zurechnet.

Beim Schaf fanden sich ähnliche Verhältnisse, wie sie beim Schwein und *Orycteropus* bestehen. Der Ramus retroauricularis I, der die 3. Schicht innerviert, versorgt auch die *Mm. transversi et obliqui*. Der *M. mandibulo-auricularis* und der *M. helcis retroaur.* werden vermutlich vom Ramus retroauricularis II versorgt. Er liefert zwar keinen direkten Ast zu diesen Muskeln, weist aber eine

starke Anastomose mit dem Ast des Nervus trigeminus auf, der zur Haut der inneren Ohrmuschel zieht und Ästchen an die betreffenden Muskeln abgibt, die sich einwandfrei bis in feine Aufzweigungen verfolgen lassen.

*Mm. transversi et obliqui* (Abb. 4)

Die Einteilung in eine Pars sulci transversi und eine Pars marginalis, wie sie von den anderen Autoren geschaffen wurde, läßt sich für *Ovis aries* nicht übernehmen, da sich nur noch auf dem Muschelrücken kleine, flache Muskelfaserbündel zeigen, die nicht bis zum Muschelrand reichen. Die Muskelfasern verlaufen im ganzen parallel zur Längsachse der Muschel, nur ein wenig divergieren sie zum Ansatz hin. Sie sind ganz vom Ansatz der 1. und 2. Schicht und des *M. auricularis ant. sup.* überdeckt. Bei Elch und Moschusochsen bilden die Muskeln eine wenn auch dünne, so doch geschlossene Muskelplatte. Nach Meinertz, Frick und Nikolai soll sich der *M. antitragicus*, der von den Veterinäranatomen als *M. caudo-antitragicus* beschrieben wird, von der Pars marginalis der *Mm. transversi et obliqui* abgespalten haben. Bei *Ovis aries* fehlt die Pars marginalis, der *M. antitragicus* ist aber ausgebildet, so daß hier schlecht Zusammenhänge zu prüfen sind, um so schlechter, da die Innervation des *M. antitragicus* sich beim Schaf nicht nachweisen ließ. Rein morphologisch spricht der *M. antitragicus* als Derivat des *M. auricularis ant. inf. an.* Beide Muskeln haben die gleiche Verlaufsrichtung und stoßen fast aneinander. Der eine scheint den anderen fortzusetzen.

Nikolai fand bei einem Präparat neben dem Pars-marginalis-Abkömmling ein Muskelbündel, das von einem praeauriculären Ästchen des Teiles vom Ramus temporalis versorgt wird, der den *M. auricularis ant. inf.* innerviert.

*M. helcis retroauricularis*

Die Innervation des *M. helcis retroauricularis* erfolgt über eine Anastomose des Ramus retroaur. I nervi facialis mit einem Zweig des Nervus trigeminus. Somit erweist er sich also als ein Abkömmling der retroauriculären Muskulatur, mit der er in keinerlei muskulärem Zusammenhang mehr steht. Es handelt sich um ein kurzes, schmales Muskelbündel, das vom Anteron 5 zur oberen Ecke des Anteron 4 zieht und dem Ansatz des *M. mandibulo-auricularis*

benachbart ist. Eine Aufteilung in mehrere Stränge, wie sie Fricke und Nikolai feststellten, oder Fasern, die z. B. zum Posterion 4 hinüberreichen, wie beim Schwein und den Nagern, waren beim Schaf nicht auffindbar. Huber fand einen direkten muskulären Zusammenhang zwischen den Mm. transversi et obliqui und dem M. helcis retroaur. bei der Katze. Dies brachte ihn zu der Ansicht, daß letzterer von der 3. Schicht abstamme.

*M. mandibulo-auricularis* (Abb. 5)

Der M. mandibulo-auricularis hat hier wie beim Schwein seinen Ursprung an der Mandibula verloren. Er entspringt jetzt am Processus zygomaticus des Os temporale. Als querovaler, fester Muskelstrang zieht er zum Muschelgesäß und inseriert am Ende der tiefen Incisur zwischen Anteron 4 und 5. Es besteht, wie schon erwähnt, zwar eine Nachbarschaft zum M. helcis retroaur., aber kein muskulärer Zusammenhang. Bei seinem Verlauf ist der Muskel einer schwachen Torsion unterworfen. Er kommt von der in die Tiefe reichenden Fläche des Processus zygomaticus und schlingt sich zum Ansatz hin um den Tubus auris. Sein Ursprung liegt unter dem caudo-dorsalen Bündel des M. auricularis ant. inf., während die Insertion von dem Ansatz des M. subcutulo-auricularis bedeckt wird.

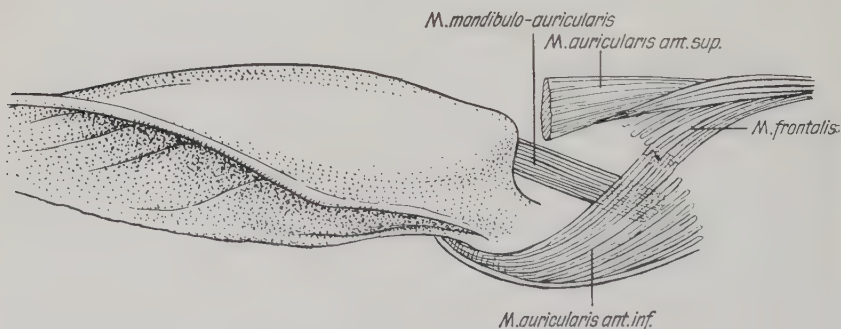


Abb. 5. Ovis aries B, rechte Seite, Ansicht von lateral  
M. mandibulo-auricularis

### Sphincter colli profundus und seine Derivate

Huber hat an Katze und Hund noch ein recht primitives Verhalten des Sphincter colli profundus gefunden. Dieser bildet im allgemeinen eine einheitliche Muskellage. Dabei handelt es sich aller-



dings nicht um eine geschlossene Muskelplatte wie beim Platysma, vielmehr reihen sich Muskelbändchen aneinander, die größtenteils noch „sphincterähnlichen“ Verlauf haben, in der ventralen Medianlinie zusammenstoßen oder sich gar mit der Gegenseite durchflechten. Die Differenzierung bahnt sich dadurch an, daß einzelne Teile des Sphincters kräftig hervorragen.

Bei den Nagern hat die Differenzierung schon ein hohes Ausmaß erreicht. Nur an Hand der unveränderten ventralen Portionen konnte Meinertz Vergleiche mit den Befunden von Huber anstellen. Beim Elch berichtet Meinertz von einem völligen Verschwinden des Sphincter colli profundus, dagegen fanden sich beim Moschusochsen einige wenige Reste des Sphincters. Die Differenzierung des ursprünglich „echten“ Sphincters erklärt sich aus der Beziehungnahme zu den Schädelöffnungen: Mund, Nase, Auge und Ohr. Hier hat er sich in Anpassung an die jeweilige Funktion zu selbständigen Muskelindividuen gegliedert. Bei *Orycteropus* wurde diese Entwicklung durch die Einlagerung des Schildchens in die fronto-auriculäre Muskulatur begünstigt. Ähnliche Verhältnisse bestehen auch beim Schwein und Schaf. Bei letzterem erreicht keiner der Sphincteranteile die ventrale Medianlinie. Möglicherweise sind sie unter dem Druck des Platysma zurückgegangen. Eine Pars cervicalis fehlt ganz. Die Pars auris, die Beziehungen zum Ohr gewonnen hat, ist bei den einzelnen untersuchten Formen verschieden ausgeprägt. Zwischen Pars auris und Pars palpebralis liegt die Pars intermedia. Die Pars palpebralis zeigt einen transversalen Verlauf, ist also am meisten „sphincterähnlich“. Sie endet auf dem Orbicularis oculi des Unterlides. Die Pars oris ist recht umfangreich, stark differenziert und umschließt ihrerseits die Mundspalte sphincterartig.

#### *Pars cervicalis*

Die Pars cervicalis fehlt bei *Ovis aries*. Nach Huber ist sie auch bei Hund und Katze, nach Meinertz beim Moschusochsen und Elch nicht ausgebildet. Meinertz (Nager), Frick und Nikolai beschreiben einen Muskelzug, der vom Sternum und Thoraxende kommt und größtenteils am Platysma ansetzt. Frick vermutet, daß die Pars cervicalis, die das Platysma umgreift, in der Lage ist, die Bewegung des Platysma zu beeinflussen. Wahrscheinlich hat völliger Nichtgebrauch den Muskel bei *Ovis aries* zum Schwinden gebracht. Schon das Platysma scheint nicht sehr umfangreiche

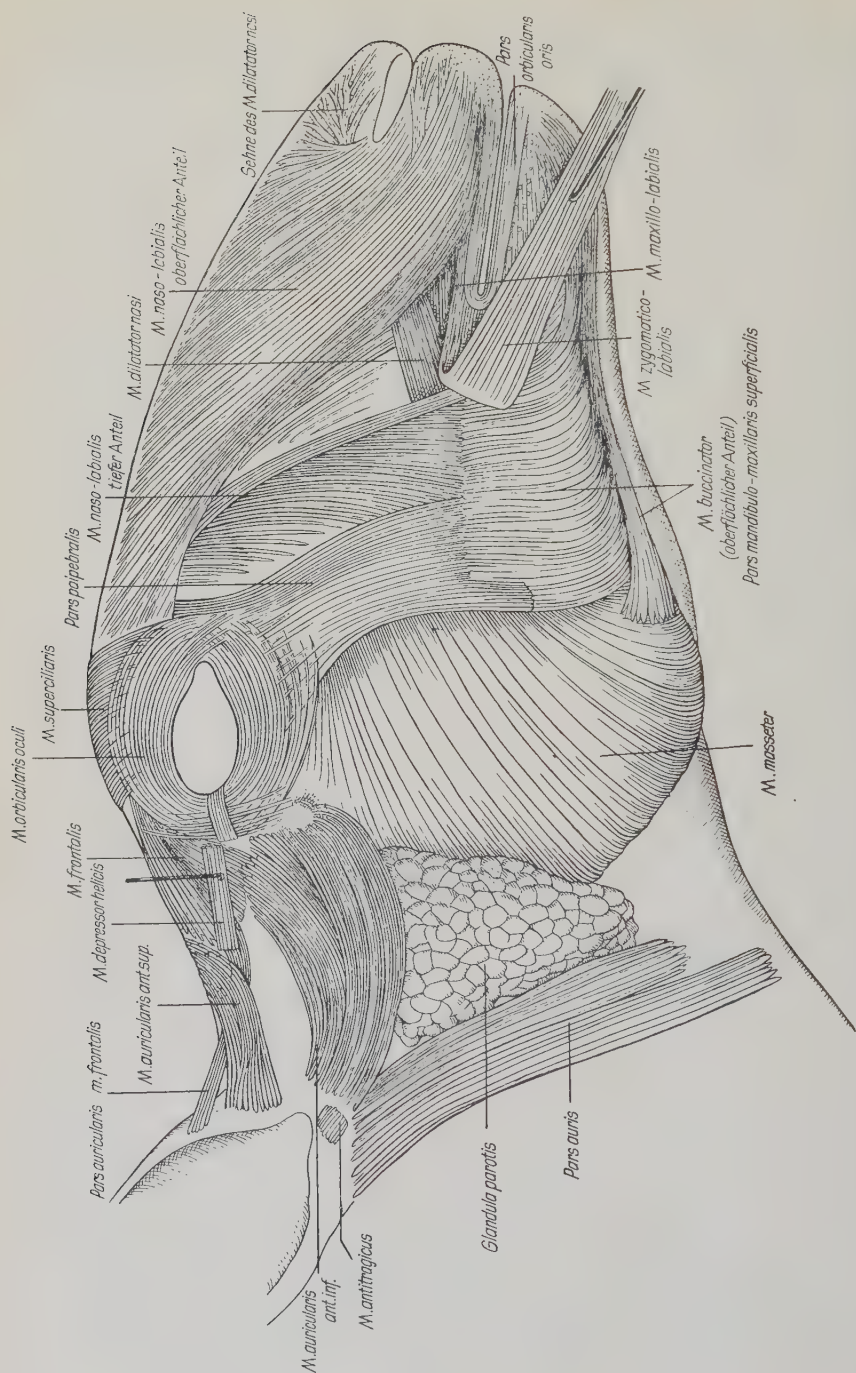


Abb. 6. *Ovis aries* B, rechte Seite, Ansicht des Kopfes von lateral. Sphincter colli profundus und seine Derivate. Das *Platysma myoides* ist abgetragen, der *M. zygomatico-labialis* zurückgeschlagen, der *M. depressor helcis* etwas nach dorsal gezogen, im Ursprung abgelöst

Funktionen zu erfüllen, da es nur aus einer dünnen Muskelplatte besteht.

*Pars auris* (Abb. 1, 6)

Die Pars auris bildet, da die Pars cervicalis fehlt, den caudalen Abschluß des Sphincter colli profundus. Sie ist ein völlig selbständiger Muskel, der keinerlei Beziehungen zur Pars intermedia hat. Ebenso ist es beim Schwein, das gar keine Pars intermedia ventralis besitzt, wogegen Meinertz bei Nagern einen Zusammenhang mit der Pars intermedia ventralis beschreibt. Die Pars auris, die von den Veterinäranatomen als M. depressor auris bezeichnet wird und, wie bereits dieser Name sagt, an den Bewegungen des Ohres beteiligt ist, trifft in der ventralen Mediane mit dem gleichnamigen Muskel der Gegenseite nicht zusammen. Der Ursprung und der Charakter des Muskels weisen bei den beiden untersuchten Exemplaren des Schafes gewisse Unterschiede auf:

Bei Schaf A entspringt die Pars auris zweizipfelig im Bindegewebe ventral der Parotis. Der caudale ist etwas breiter und entspringt tiefer als der rostrale Zipfel, der schmaler ist. Die beiden Anteile sind durch einen dünnen Bindegewebsstreifen voneinander getrennt, konvergieren ganz wenig und ziehen nach halbem Wege bereits zu einem Muskel vereinigt weiter. Im ganzen ist die Pars auris ein breites, dünnes Band, das ein wenig schräg von ventro-caudal nach dorso-rostral über den caudalen Teil der Parotis zum Muschelgesäß verläuft. Der ventrale Teil wird vom Platysma bedeckt. Das dorsale Drittel dagegen bleibt vom Platysma frei, da dessen Fasern nur noch bis zum rostralen Rand der Pars auris reichen (Abb. 6). In der Nähe der Ansatzstelle beschreiben die caudalen Fasern einen kleinen nach caudal konvexen Bogen. Die rostralen Fasern gelangen etwas unter den M. auricularis ant. inf. Die Pars auris, die Meinertz beim Moschusochsen beschreibt, zeigt ähnliche Verhältnisse, und der Ursprung in zwei Schenkeln findet sich beim Schwein wieder. Hier umfassen die beiden Schenkel die Parotis, um sich schließlich an deren ohrnahe Ende wieder zu vereinigen.

Die Verlaufsrichtung bei Schaf B entspricht recht gut dem transversalen Verlauf des Sphincters. Der breite, bandartige Muskel kommt von der Fascia parotideo-masseterica, entspringt also weiter rostral als bei Schaf A. Auch hier konvergieren die Fasern zum Ansatz hin, bilden aber vom Ursprung an nur einen Muskel.

Die Fasern legen sich am Ansatz eng an den *M. auricularis ant. inf.* an und bilden mit ihm einen spitzen Winkel. Der orale Zipfel der *Parotis* wird von der *Pars auris* bedeckt. Die Verhältnisse der letzteren sind beim Elch ähnlich.

### *Pars intermedia*

Den primitivsten Zustand des Muskels beschreibt Huber bei der Katze. Er berichtet von einer Intermedio-auriculo-labialis-Platte, die von der Unterseite des Kopfes ununterbrochen zum Ohr reicht. Mit dem Begriff der Intermedio-aur.-lab.-Platte deutet Huber auf den engen Zusammenhang des *M. zygomatico-labialis* bzw. des *M. auriculo-labialis* mit der *Pars intermedia* hin. Huber hat aber neben der Katze auch den Hund untersucht und fand dort verschiedenste Phasen der Trennung der *Pars intermedia* in eine *Pars intermedia dorsalis* und *ventralis*. Erstere reichte teilweise als einheitlicher Muskelzug vom Ohr über die Orbita zur Schnauze. An Hand dieser Befunde bei Hund und Katze ist es Huber gelungen, den Weg der Differenzierung zu rekonstruieren. Er sieht in der geschlossenen Muskelplatte den primitivsten Zustand, der sich durch die Teilung der Platte in eine *Pars intermedia ventralis* und *dorsalis* zu ändern beginnt. In der Weiterentwicklung schwindet die *Pars intermedia ventralis* immer mehr, und die *Pars intermedia dorsalis* erfährt jedenfalls bei den bisher untersuchten Säugern eine starke Differenzierung.

Frick fand die *Pars intermedia ventralis* bei *Orycteropus* stark reduziert, teilweise schon geschwunden. Bei noch vorhandener *Pars intermedia ventralis* beobachtete er ein schmales Muskelbündel, das von der ventralen Seite bis unter das *Platysma* verlief. Beim Schaf ist sie völlig geschwunden. Meinertz gibt für den Elch ein Fehlen der *Pars intermedia ventralis* an, beim Moschusochsen beschreibt er dagegen Anteile von ihr, die in engem muskulärem Zusammenhang mit der *Pars auris* standen.

Die *Pars intermedia dorsalis* hat beim Schaf, wie auch Huber, Meinertz, Frick und Nikolai beschreiben, eine starke Differenzierung erfahren. Die Einlagerung des *Scutulum* ist dabei von nicht geringer Bedeutung. Eine Einteilung in zwei Schichten kann ich für das Schaf nicht übernehmen, sondern muß mich wie Nikolai mit der Absonderung einer praeauriculären Muskelgruppe von einer orbito-nasalen begnügen.



*Praeauriculäre Muskulatur*

Zur praeauriculären Muskulatur gehören:

M. zygomatico-labialis	M. auricularis ant. sup.
M. auricularis ant. inf.	M. interscutularis
M. subcutulo-auricularis	Mm. auriculares proprii lat.,

die den Ansatz am Schädel aufgegeben haben.

Der Zygomatico-lab. gehört nur auf Grund seiner muskulären Zusammenhänge hierher. Seine Innervation ordnet ihn der Pars oris zu. Eine Intermediärplatte, wie sie Frick bei *Orycteropus* und Meinertz beim Moschusochsen beschreiben, findet sich beim Schaf nicht mehr und ist nach den Befunden von Meinertz auch beim Elch geschwunden.

*M. zygomatico-labialis* (Abb. 1)

Der M. zygomatico-labialis entspringt mit einer flachen, mäßig breiten Sehne auf dem Jochbogen. Die Sehne, die von den äußersten Fasern des M. orbicularis oculi überdeckt wird, geht unterhalb des medialen Augenwinkels in die Muskelfasern über. Der kräftige Muskel verläuft von dorso-caudal, zieht in schräger Richtung über die Pars palpebralis und verbindet also die Augen mit der Mundregion. Sein ventraler Rand liegt etwas oberhalb vom dorsalen Rand des Platysma (Abb. 1). Zum Ansatz hin teilt sich der M. zygomatico-labialis in einen oberflächlichen und einen tiefen Anteil. Der tiefe inseriert in der Wangenschleimhaut ganz nahe der Mundspalte und zwischen den tiefen Fasern der Pars orbicularis oris, der oberflächliche endet mit drei schwachen Zipfeln über dem profunden Anteil, aber immer noch zwischen der Pars orbicularis oris. Nur ein dorsaler Strang, der sich auch am weitesten nach rostral schiebt, liegt nicht mehr zwischen diesen Fasern, sondern lehnt sich nur noch an einen anderen Teil der Pars orb. oris an. Der letztgenannte Strang inseriert zwischen den Fasern des M. naso-labialis (Abb. 1,6).

Huber hat als erster auf die enge Verbindung zwischen der Pars intermedia dorsalis und dem M. auriculo-labialis hingewiesen. Auch Meinertz beschreibt ihn als ein Derivat der tiefen Schicht der Pars intermedia dors., die noch relativ undifferenziert ist und die er als Intermediärplatte bezeichnet.

Der M. zygomatico-labialis verläuft bei *Ovis aries* über die Pars palpebralis. Andere Autoren wiederum beschreiben einen M. zyg.-

lab., der unter der Pars palpebralis liegt (Frick bei *Orycteropus*). Bei einigen Primaten fand Ruge (1887) ebenfalls die Bildung eines tiefen *M. zygomaticus*, bei einzelnen Arten aber auch einen tiefen und oberflächlichen Anteil. Huber hält den tiefen Zygomatico-labialis für eine sekundäre Bildung. Nikolai hat neben dem oberflächlichen *Zygomaticus* bei einem Exemplar ein Muskelbündel unter der Pars palpebralis mit der Verlaufsrichtung des *M. zygomaticus* gefunden. Der *Zygomaticus* beim Elch verläuft über die Pars palpebralis und ist nicht gespalten. Eine Spaltung in zwei Teile vom Ursprung an fand sich beim Moschusochsen. Hier nimmt der *M. zygomaticus* enge Beziehungen zum *M. buccinator* auf.

Nach Huber verfügt das Schaf über einen primären *M. zygomatico-labialis*. Bei der Aufspaltung im Ansatzgebiet könnte es sich um einen progressiven Prozeß handeln. Es ist möglich, daß bei *Orycteropus* nach vollzogener sekundärer Abtrennung Atrophie und Schwund des oberflächlichen Teiles eingetreten sind, während bei anderen Formen der tiefe Teil geschwunden ist oder umgebildet wurde. Eine Festigung dieser Annahmen bedürfte allerdings einer größeren Untersuchungsreihe.

*M. auricularis ant. sup.* (Abb. 1, 3, 6)

Bei den beiden Exemplaren von *Ovis aries*, die, wie erwähnt, verschiedentlich eine differente Ausprägung der entsprechenden Muskelzüge aufweisen, fanden sich auch für diesen Muskel verschiedene Verhältnisse.

Der Ursprung des *M. auricularis ant. sup.* liegt bei Schaf A am oralen Muschelrand; von dort zieht der Muskel minimal konvergierend über das Scutulum hinweg zu dessen rostraler Kante. An dieser Stelle trifft der dünne Muskel auf den dorsalen Teil des *M. frontalis*, dem sich die Fasern etwas anlegen. Kurz vor der ventralen Kante des Scutulum überkreuzt der *M. auricularis ant. sup.* den frontalen Anteil des *M. frontalis*, der hier ohne Unterbrechung am Scutulum bis auf den Muschelrücken hinaufzieht und mit zwei schmalen Sehnen endet. Ein kleiner Teil der *Auricularis-ant.-sup.*-Fasern setzt direkt am Ursprung des *M. interscutularis* an (Abb. 1).

Bei Schaf B (Abb. 6) kommt der Muskel ebenfalls vom oralen Muschelrande und zieht schräg über das Scutulum zum rostralen Teil der dorsalen Kante, wo alle Fasern im Ursprungsbereich des *M. interscutularis* ansetzen. Frick ist der Meinung, daß die Auri-

cularis-Fasern das Scutulum lediglich als Inscription benutzten, um dann den *M. interscutularis* zu bilden. Diese Deutung stimmt mit den von Meinertz am Kaninchen erhobenen Befunden überein und kann auch beim Schaf ohne weiteres zutreffen.

Mit dem *M. frontalis* hat der *M. auricularis ant. sup.* bei Schaf B keinerlei Berührung. Seine dorsalen Fasern setzen an der rostralen und rostro-ventralen Kante des Scutulum an. Die mittleren Fasern des *M. frontalis* verflechten sich über dem Dreiecksteil des Scutulum mit einem schmalen Muskelbündel, das einzipfelig vom Muschelrücken kommt und den *M. auricularis ant. sup.* unterkreuzt. Die ventralen Fasern treten in Verbindung mit dem *M. auricularis ant. inf.*, worüber später noch zu berichten ist. Meinertz bezeichnet den Muskel beim Moschusochsen als *M. auriculo-scutularis ant. sup.*, weil er, wie auch beim Schaf, nur am Scutulum ansetzt. Dagegen zieht der *M. auricularis ant. sup.* beim Elch über das Scutulum hinweg und divergiert auf das *Os frontale* zu.

Huber fand bei der Katze eine sehr enge Verbindung zwischen dem *M. auricularis ant. sup.* und dem *M. frontalis*, während er beim Hund bereits eine Trennung beschreiben konnte. Er nahm das Verhalten bei der Katze als das Ursprüngliche an und mußte so die Trennung der Muskulatur beim Hund als eine sekundäre Erscheinung ansprechen.

Frick sieht im Gegensatz zu Huber die Verbindung zwischen *M. auricularis ant. sup.* und *M. frontalis* als sekundär an. Nikolai bekräftigt diese Meinung. Er fand beim Schwein eine Anlagerung der Muskeln, noch keine Verschmelzung und erwartet letztere als weiteren Differenzierungsschritt. Für Schaf A und B haben sich zwei verschiedene Entwicklungsstadien gefunden. Das Verhalten der Muskeln von Schaf B ist, wenn man sich die Deutung von Frick zu eigen machen will, als primitiv und primär anzusehen. Schaf A weist dagegen eine sekundäre Vereinigung der Muskeln auf.

### *M. interscutularis* (Abb. 3)

Für den *M. interscutularis* scheint sich eine Lösung vom *M. auricularis ant. sup.* anzubahnen. Beim Schwein und Schaf B reichen die Fasern des *M. interscutularis* ganz bis an die Fasern des *M. auricularis ant. sup.* und durchflechten sich teilweise, während bei Schaf A sich nur ein kleinerer Teil der Auricularisfasern mit denen des *M. interscutularis* trifft.

Der *M. interscutularis* stellt ein breites, dünnes Band dar, das nicht ununterbrochen von Scutulum zu Scutulum zieht, sondern im Bereich der Mittellinie durch eine Bindegewebsplatte ersetzt wird. Sicher handelte es sich ursprünglich um einen Muskel, denn die Muskelfasern reichen von beiden Seiten verschieden weit in die Bindegewebsplatte hinein. Am Scutulum setzt der Muskel an den rostralen zwei Dritteln der dorsalen Kante an und überdeckt dabei die Portio interscutularis der 1. retroauriculären Schicht etwas. Huber leitet den *M. interscutularis* von der tiefen Schicht der Pars intermedia dorsalis ab, während die Befunde bei Nagern und *Orycteropus* für die Ableitung von der oberflächlichen Schicht sprechen. Da eine Schichteneinteilung beim Schaf nicht möglich war, kann hierzu nicht Stellung genommen werden.

*M. auricularis ant. inf.* (Abb. 1, 6)

Unterschiedliche Verhältnisse bei beiden Exemplaren des Schafes fanden sich auch für diesen Muskel.

Schaf B: Vom Muschelgesäß kommend, überdeckt der *M. auricularis ant. inf.* mit seinen ventralen Fasern die rostralen der Pars auris. Die Faserzüge divergieren stark zum Ansatz hin und beschreiben dabei alle einen Bogen. Die dorsale Portion wird auf dem Wege zum Ansatz hin fast queroval und läßt sich gut von den anderen Partien abtrennen. Sie umläuft das Muschelgesäß in einem engeren, dem Ohr zugewandten konvexen Bogen und inseriert unter einem feinen Muskelbändchen auf der Höhe zwischen lateralem Augenwinkel und dem Muschelgesäß. Bei dem feinen Muskelbändchen, das sich nur bei diesem Exemplar fand, könnte es sich um den *M. depressor helcis* handeln, den Meinertz beim Elch, aber nicht beim Moschusochsen beschreibt. Die Fasern der dorsalen Portion des *M. auricularis ant. inf.* durchflechten sich mit der unteren Partie des *M. frontalis*. Die übrigen Portionen lassen sich nicht so gut voneinander trennen, man kann sie nur auf Grund ihres Ansatzes unterscheiden. Die mittlere Portion inseriert mit dem Muskelband (*M. depressor helcis*), das den Ansatz der dorsalen Portion überdeckt, an einem schmalen Sehnenstreifen, der vom Os frontale zum Processus temporalis des Os zygomaticum verläuft. Der dritte, dünnste Teil des Muskels endet an dem Jochfortsatz. Ein Niveauunterschied läßt sich nicht feststellen. Meinertz spricht beim Elch von einer Auriculo-frontalis-Platte, denn auch da verflechten sich die Muskelfasern der ventralen Portion des *M. fron-*



talıs mit dem *M. auricularis ant. inf.* Meinertz kommt zu dem Schluß, daß es sich um einen einheitlichen Muskel handelt.

Schaf A: Der *M. auricularis ant. inf.* entspringt am Tragus etwas wulstartig und verläuft in einem nach dorsal konvexen Bogen zum *Processus temporalis* des *Os zygomaticum* und zum *Os temporale*. In seinem Ursprung liegt er dicht neben dem Insertionsteil der *Pars auris*, von der er nur durch einen schmalen, bindegewebigen Spalt getrennt ist. Der Verlauf brachte dem Muskel wahrscheinlich den Namen *M. zygomatico-auricularis* der Veterinäranatomen ein. Kurz vor dem Ansatz spaltet sich der Muskel in drei Anteile auf. Der ventrale, breiteste Teil setzt noch am *Os zygomaticum* an, der mittlere, schmale inseriert sehnig bedeutend tiefer am *Os temporale*, so daß sich zwischen beiden genannten Partien ein gut sichtbarer Niveauunterschied ergibt. Der dorsale und ebenfalls schmale Teil inseriert im Bindegewebe über dem *Processus temporalis* des *Os zygomaticum*. Die deutliche Aufgliederung des Muskels erfolgt aber erst im letzten Drittel.

Nach Frick hat der *M. auricularis ant. inf.* erst sekundär Anheftung am Schädel gewonnen. Das läßt sich nach den Befunden bei *Ovis aries* bestätigen. Bei Schaf A heftet sich der *M. auricularis ant. inf.* an einem größeren Areal des Knochens an als bei Schaf B, bei dem ein Sehnenstreifen noch zum größten Teil die Rolle des Knochens übernimmt. Bei der Verflechtung der Frontalisfasern mit denen des *M. auricularis ant. inf.* handelt es sich wohl um das primäre Bild, während die völlige Trennung, wie sie Schaf A zeigt, das sekundäre Geschehen darstellt. Die Meinung Hubers, daß es sich ursprünglich um eine einheitliche Muskelplatte handelte, die durch den Druck der Intermediärplatte reduziert wurde, wird hierdurch bestätigt. Im ganzen erscheint der *M. auricularis ant. inf.* bei Schaf A differenzierter, die Teilung in die einzelnen Portionen deutlicher und die Anheftung am Schädel, wie schon erwähnt, eindeutiger.

#### *Mm. auriculares proprii laterales*

Zu diesen Muskeln gehören der *M. concho-helycinus*, *M. trago-helycinus* und der *M. trago-tubo-helycinus*. Bei den Nagern sind sie verschieden ausgebildet. Die drei genannten Muskeln ziehen beim Hund (Huber) über die Spalte zwischen Vorder- und Hinterrand der Ohrmuschel. Huber leitet die *Mm. auriculares proprii laterales* vom *M. auricularis ant. inf.* ab, Meinertz rechnet sie dagegen zur tiefen Schicht der *Pars intermedia dorsalis*. Bei *Orycteropus* fehlt

der *M. concho-helcinus*, beim Schwein fand sich nur noch der *M. trago-helcinus*, beim Elch der *M. concho-helcinus* und der *M. tago-helcinus*, während beim Schaf keine dieser Muskeln aufzuweisen war. Frick nimmt an, daß sich die *Mm. auriculares proprii laterales* aus dem mittleren Teil des caudalen Gürtels der *Pars intermedia dorsalis* entwickeln.

Das Fehlen der Muskeln beim Schaf ist wohl als das Endstadium eines progressiven Prozesses anzusehen.

#### *M. subscutulo-auricularis* (Abb. 4)

Der *M. subscutulo-auricularis* entspringt an der Unterfläche des Scutulum, und zwar in dessen caudo-ventralem Gebiet. Sein Ursprungsbereich fällt teilweise mit der 3. retro-auriculären Schicht zusammen. Der Muskel liegt zwischen Scutulum und 3. Schicht, zieht ein wenig schräg über ihre rostralen, spiralig gedrehten Fasern weg und inseriert an der Eminentia conchae am Anteron 5. Es handelt sich beim *M. subscutulo-auricularis* um einen schmalen, kräftigen Muskel, der die von Meinertz beim Elch beobachtete deutliche Teilung vermissen läßt. Beim Moschusochsen ist sie nicht mehr so deutlich, und Meinertz vermutet, daß dies durch die Torsion des Muskels bedingt ist.

Huber leitet den *M. subscutulo-auricularis* vom *M. frontalis* ab, da er eine muskuläre Verbindung nachweisen konnte.

Meinertz wiederum sieht in ihm die Verbindung zwischen tiefer und oberflächlicher Schicht der praeauriculären Muskulatur, während Frick ihn als Derivat der tiefen Schicht der *Pars intermedia dorsalis* ansieht. Er macht die Zugehörigkeit des *M. subscutulo-auricularis* davon abhängig, ob zuerst die Schichtenteilung oder die Abgrenzung des caudalen vom mittleren Gürtel der primitiven Intermediärplatte erfolgte.

#### Orbito-nasale Muskelgruppe

Meinertz hat die orbito-nasale Muskelgruppe, die sich aus dem rostralen Anteil der *Pars intermedia dorsalis* differenziert hat, wiederum in zwei Schichten teilen können. Diese Teilung ist für das Schaf sehr schwer durchzuführen, obwohl sich geringe Niveauunterschiede ergaben. So liegt der *M. frontalis* zum Teil unter dem *M. orbicularis oculi*. Der *M. superciliaris* endet dagegen auf letzterem.

Zur orbito-nasalen Muskelgruppe des Schafes gehören der *M. frontalis*, *M. orbicularis oculi*, *M. superciliaris* und der *M. nasolabialis*.

Die Zugehörigkeit des *M. nasolabialis* zur orbito-nasalen Muskulatur stimmt nicht ganz mit den Befunden beim Schwein und den hystricomorphen Nagern überein. Bei diesen wird nämlich der Nasolabialis von infraorbitalen Ästen des Nervus facialis versorgt, kann also nicht als Derivat der Pars intermedia dorsalis angesehen werden. Der Nasolabialis des Schafes wird von einem supraorbitalen Ast innerviert, der weit nach rostral reicht. Ebenso wird der *M. nasolabialis* von *Orycteropus* und Katze versorgt.

*M. frontalis* (Abb. 1, 3, 6)

Wiederum findet sich für diesen Muskel ein unterschiedliches Verhalten bei den beiden untersuchten Exemplaren von *Ovis aries*.

Beim Schaf A ziehen die Frontalisfasern vom oberen Teil des Processus temporalis des Os frontale in parallelem Verlauf zum Scutulum. An diesem inseriert der größere dorsale Teil, während die übrigen Bündel über die rostrale und rostro-ventrale Kante hinwegziehen, den *M. auricularis ant. sup.* unterkreuzen, im weiteren Verlauf konvergieren und schließlich mit zwei feinen, dünnen Endsehnern am unteren Drittel des Muschelrückens inserieren. Etwa in Höhe des Ansatzes am Scutulum trennt sich eine schmale, dünne Portion von *M. frontalis* ab. Sie verläuft weiter parallel zum übrigen Anteil und endet im Bindegewebe dicht unter dem Muskelbündel, das vom Os zygomaticum kommt und unter der auriculären Portion des *M. frontalis* an der ventralen Kante des Scutulum ansetzt (*Depressor helcis*). Eine dritte Portion schickt einige wenige Fasern zum Os zygomaticum. Hier hat eine erhebliche Reduktion dieser Partie eingesetzt, die bei Schaf B noch viel kräftiger ausgebildet ist.

Während der *M. frontalis* von Schaf A zunächst kompakt ist, zeigt Schaf B den Muskel gleich nach dem Ursprung in zwei Anteile geschieden, indem sich der ventrale Teil etwas unter die dorsale Partie geschoben hat. Der dorsale Teil inseriert an der rostralen Kante des Scutulum. Die mittleren Fasern verlaufen ein wenig weiter nach caudal, so daß sie über der ventro-rostralen Kante ansetzen und sich mit den dort inserierenden Fasern des Muskelteils, der vom Muschelrücken kommt (abgespaltene Portion des *M. auricularis ant. sup.*), teilweise verflechten. Diese Stelle liegt genau unter

der Kreuzung mit dem *M. auricularis ant. sup.* Der ventrale Teil des *M. frontalis*, der sich in seinem Ansatzgebiet also in drei Portionen aufgliedert, divergiert nach caudo-ventral und weist zwei Insertionspunkte auf:

Bindegewebe unter dem *M. depressor helcis* und *M. auricularis ant. inf.*

Verflechtung mit der dorsalen Portion des *M. auricularis ant. inf.*

Als *M. frontalis* bezeichnet Meinertz bei Elch und Moschusochsen einen *M. frontalis orbicularis*, der auf dem Os frontale entspringt und zwischen die Fasern des *M. orbicularis oculi* eindringt. Dem *M. frontalis* von *Ovis aries* entspricht der *M. fronto-scutularis* vom Elch und Moschusochsen. Der *M. fronto-scutularis* hat keinerlei Beziehungen mehr zum Ohr, sondern nur noch zu dessen abgesprengtem Teil, dem Scutulum. Auch Frick beschreibt einen *M. frontalis*, der nur als *M. fronto-scutularis* zu gelten hat. Er hat beim *M. auricularis ant. sup.* eine Pars frontalis beschrieben, die dem auriculären Anteil des *M. frontalis* von *Ovis aries* entsprechen könnte. Schaf A läßt keinen Zweifel, daß es sich um einen Frontalisanteil handelt. Bei Schaf B verflechten sich die Fasern vom *M. frontalis* mit den vom Ohr kommenden. Es ist nicht zu entscheiden, ob Einheit oder Trennung primär sind. Als Hinweis mag nur gelten, daß Schaf B im allgemeinen das primitive Verhalten zeigte.

#### *M. orbicularis oculi* (Abb. 1, 3, 6)

Der *M. orbicularis oculi* umzieht die Lidspalte mit vorwiegend zirkulär verlaufenden Faserzügen. Der Muskel ist schwer zu präparieren, da seine Fasern fest ins periorbitale Bindegewebe eingelassen sind. Eine Schichtung war nicht festzustellen. Die Fasern entspringen wohl alle am Ligamentum palpebrale mediale. Die inneren Fasern verlaufen zirkulär, die äußeren enden meist am lateralen Augenwinkel, wo sich die Fasern vom Ober- und Unterlidanteil überkreuzen. Sie enden frei im Bindegewebe. Der Oberlidanteil erscheint etwas schwächer als der Anteil des Unterlides. Letzterer wird zum medialen Augenwinkel hin von Fasern der Pars palpebralis des Sphincter colli überdeckt, die aber nicht ganz bis zum Lidrand reichen. Der Orbicularisanteil des Oberlides bedeckt den Ursprung des *M. frontalis*. Huber nimmt einen aus ursprünglich zwei Anteilen entstandenen Orbicularis oculi an. Die Innervation ergibt



hierfür beim Schaf keinen Hinweis, denn der gesamte Muskel wird von Ästen aus dem Ramus orbitalis versorgt (Abb. 8).

*M. superciliaris* (Abb. 3)

Der *M. superciliaris* entspringt etwa an der Grenze zwischen *Os parietale* und *Os frontale* in der dorsalen Medianlinie in einer Breite von rund 3 cm. Von caudal ziehen die Fasern zunächst nach rostral und biegen bereits nach kurzem Verlauf nach lateral-ventral um. Die seitlichen Randfasern des Muskels liegen dann am weitesten caudal, die medialen Faserzüge am weitesten rostral. Der größte Teil der *Superciliaris*fasern endet auf und zwischen dem Oberlid-anteil des *M. orbicularis oculi*. Die rostralen Fasern erreichen am medialen Augenwinkel teilweise das Ligamentum palpebrale, zum Teil enden sie im Bindegewebe vor der Orbita. Da der *M. superciliaris* von supraorbitalen Ästen versorgt wird, scheint die Annahme einer gemeinsamen Abkunft des *M. superciliaris* und des *M. orbicularis oculi* beim Schaf gerechtfertigt. Nikolai (Schwein) und Meinertz (Elch und Moschusochse) kamen ebenfalls zu diesem Schluß. Huber und Frick dagegen fanden nicht diesen engen muskulären Zusammenhang am medialen Augenwinkel zwischen den beiden genannten Muskeln und vermuten für Hund bzw. Erdferkel eine gemeinsame Herkunft des *M. superciliaris* und des *M. frontalis*. Meinertz nennt den *M. superciliaris* *M. frontalis (orbitalis)*. Es handelt sich dabei aber ganz offensichtlich um den gleichen Muskel.

*M. naso-labialis* (Abb. 1, 6)

Der *M. naso-labialis* besteht aus zwei Anteilen, einer nasalen, oberflächlichen Portion und einer buccalen, tieferen Portion.

Der oberflächliche Anteil entspringt als flächenhafter Muskel in breiter Linie vom *Os frontale* und *Os nasale*.

Die meisten Fasern, die nahezu von der dorsalen Mediane kommen, beschreiben zunächst einen leicht nach rostral konkaven Bogen. Ein etwas dickeres Muskelbündel, von der Gegend über dem medialen Augenwinkel kommend, überdeckt den Ursprung des tiefen Anteils des *M. naso-labialis*. Es zieht von dorso-caudal nach rostro-ventral. Diesem Verlauf schließen sich nach und nach fast alle *Naso-labialis*-Fasern an. Nur die rostralen behalten ihre dorso-ventrale Richtung. Allen Fasern gemeinsam ist der konvergierende Verlauf zum oralen Gebiet hin. Dabei wird die maxillo-labiale Muskulatur

überdeckt. Ein Teil der Faserzüge schließt sich den zirkulären Fasern der Pars orbicularis oris an. Sie werden ebenso wie die letzteren von transversalen Fasern durchsetzt. Die oberflächliche Portion des M. naso-labialis inseriert in der Oberlippe und um den lateralen Winkel der Nasenöffnung in der Haut. Einige wenige Fasern enden weiter vorn vor den Nasenlöchern in der Oberlippe. Die rostralen Fasern werden dabei von einer Sehne des M. maxillo-labialis unterbrochen, die sich hier aufsplittet. Nur im caudalen Abschnitt nimmt der oberflächliche Teil des M. naso-labialis seinen Ursprung direkt an der Mediane, weiter rostral bleibt in der Mitte ein freier Bezirk der Galea aponeurotica.

Die tiefe Portion des M. naso-labialis entspringt über dem medialen Augenwinkel mit einer schmalen Sehne und verläuft im Bogen über die Fossa nasalis des Os lacrimale. Der Muskel breitet sich fächerartig aus. Dabei schrauben sich die caudalen Fasern wie beim Fächergriff unter den rostralen hervor. Der Muskel zerfällt in mehrere Bündel. Das rostrale inseriert nahe dem ventralen Rande des M. maxillo-labialis unter den Drüsenpaketen der Glandulae buccales und unter dem M. buccinator in der Wangenschleimhaut. Die wesentlich dünnere mittlere Portion inseriert unter dem M. buccinator weiter caudal als die erste Portion. Der dritte Anteil schließlich endet auf der Masseterfascie mehr dorsal und wird etwas von der Pars palpebralis überdeckt.

Die beiden Anteile des M. naso-labialis entsprechen dem M. naso-labialis bei *Orycteropus* (Frick) und dem M. naso-labialis primitivus nach Meinertz (Nager). Beim Elch unterscheidet Meinertz den M. naso-labialis superficialis (oberflächliche Portion vom Schaf) und den M. retractor anguli oculi med. profundus (tiefe Portion von *Ovis aries*).

Meinertz berichtet, daß bei manchen Nagern der M. naso-labialis superficialis fehlt und dafür der M. naso-labialis primitivus seinen Ursprung mehr vom Nasenrücken nimmt. Hier haben sich entweder die beiden Muskelanteile nicht voneinander getrennt, oder der eine wurde zurückgebildet. Ein dem ersten Fall entsprechender Befund ergab sich für einen Hund (Huber). Huber bezeichnet den Muskel als M. levator labii superioris et nasi und beschreibt die beiden Anteile als eine breite, kräftige, geschlossene Muskelplatte, die die ganze Maxilla einnimmt und etwa dem M. naso-labialis von *Orycteropus* und Schaf entspricht.

Akajewsky nennt den Muskel beim Schaf M. levator naso-

labialis und beschreibt auch einen buccalen, tiefen und nasalen, oberflächlicheren Teil.

Zur genetischen Abkunft des *M. naso-labialis superficialis* stellte Meinertz fest, daß bei den hystricopomorphen Nagern der *Naso-labialis superficialis* infraorbital vom Plexus buccalis aus, bei allen simplicidentaten und duplicidentaten Nagern aber von einem supraorbitalen Ast des Ramus zygomatico-orbitalis innerviert wird.

Die infraorbitale Innervation aus dem Plexus buccalis nach Meinertz entspricht der vestibulären nach Akajewsky. Eine solche fand Akajewsky für den Lippenanteil des *M. naso-labialis* von *Ovis aries*. Der buccale Anteil wird nach ihm von einem infraorbitalen Zweig innerviert. Somit würde er doch der Pars intermedia entstammen, während der Lippenanteil der Pars oris zugerechnet werden müßte. Bei den von mir untersuchten Exemplaren von *Ovis aries* fand sich nur die Innervation durch einen supraorbitalen Zweig, der seine Ästchen sowohl zur oberflächlichen als auch zur tiefen Portion des *M. naso-labialis* schickt, der danach der Pars intermedia dorsalis entstammen muß. *Orycteropus* bietet die gleichen Innervationsverhältnisse wie *Ovis aries*. Frick sieht den *M. naso-labialis* beim Erdferkel als Abspaltung von dem supraorbitalen Teil des rostralen Abschnitts der Pars intermedia dorsalis an.

Nikolai fand den *M. naso-labialis superficialis* der Pars oris zugehörig, denn er wird aus dem Plexus buccalis versorgt. Der *M. naso-labialis* vom Elch zeigt ebenfalls eine Innervation aus dem Plexus buccalis oder, wie Meinertz sie nennt, eine infraorbitale Innervation.

#### *Pars palpebralis* (Abb. 1, 6)

Die Pars palpebralis ist bei den von Huber, Frick und Meinertz untersuchten Formen noch ein typischer Sphincter. Die beiden Seiten der Pars palpebralis treffen nach diesen Autoren in der ventralen Mediane nahtlos zusammen. Bei *Sus scrofa* ist mit dem Schwund der Pars intermedia ventralis auch der Ursprung der Pars palpebralis in der ventralen Medianlinie verlorengegangen. Die Pars palpebralis entspringt beim Schwein weiter dorsal zwischen Masseterfascie und Platysmaunterfläche. Sie überdeckt wie bei *Ovis aries* den Ursprungsteil des *M. maxillo-labialis*. Der *M. zygomatico-labialis* dagegen zieht über sie hinweg. Auch sonst ähneln sich die

Verhältnisse bei Schwein und Schaf. Die Pars palpebralis von *Ovis aries* bildet eine dünne Muskelplatte, die zwischen *Platysma myoides* und *Masseterfascie* entspringt, unter den *M. zygomatico-labialis* zieht, wo sie erheblich dünner wird (Druckwirkung?). Unter dem *M. zygomatico-labialis* gesellen sich bei einem Exemplar neue Faserbündel dazu, die sich dem Verlauf der beschriebenen Portion anschließen. Der nun verbreiterte Muskel zieht zum *M. orbicularis oculi*. Dorsal erreicht die Pars palpebralis den Rand des Unterlides nicht, ihre Fasern laufen auf dem *Orbicularis oculi* des Unterlides aus. Die rostralen Fasern sind dichter und erreichen den medialen Augenwinkel. Die Pars palpebralis überdeckt einen Teil der tiefen Portion des *M. naso-labialis*.

Nach Frick treten die Fasern der Pars palpebralis zwischen Pars mentalis und Pars zygomatica des *Platysmas* an die Oberfläche. Sie heften sich bei *Orycteropus A* am *M. orbicularis oculi* des Unterlides an und bedecken den Ansatz der Pars zygomatico-orbitalis. Bei *Orycteropus* inserieren sie dagegen schon am Unterrande der besagten *Platysma*region. Frick deutet die Möglichkeit an, daß der ursprünglich von der Pars zygomatico-orbitalis bedeckte Abschnitt der Pars palpebralis unter dem Druck der mächtigen Muskelplatte atrophierte und nur noch die oberflächlichen Faserzüge erhalten sind. Diese oberflächlichen Fasern finden sich weder beim Elef und Moschusochsen noch beim Schaf. Hier ist keine so auffallende Atrophie auf Grund des Drucks eingetreten, denn die tiefen Faserpartien, die unter dem *Platysma* und unter dem *M. zygomatico-labialis* liegen, sind kräftig ausgebildet. Eine Druckwirkung auf die Pars palpebralis ist für *Ovis aries* nicht zu erwarten, da das *Platysma* nur eine schwache Muskelplatte darstellt. Bei einem Exemplar von *Ovis aries* entspringt ein Teil der Palpebralisfasern erst nahe dem dorsalen Rande des *M. zygomatico-labialis*, die ventrale Partie der Pars palpebralis fehlt bei diesem Exemplar.

#### *Pars oris* (Abb. 1, 6, 7)

Zur Pars oris des Schafes gehört mit Ausnahme des *M. naso-labialis* die gesamte Schnauzenmuskulatur. Bei Hund und Katze, desgleichen bei einigen Nagern, bildet die Pars oris die direkte Fortsetzung der Pars palpebralis, es ist der ganze ventrale Sphincter erhalten. Beim Schaf ist dieser direkte Zusammenhang verlorengegangen. Die Pars oris hat sich stark differenziert. Zu ihr gehören: *M. maxillo-labialis*, *M. dilatator nasi*, *M. buccinator* und *M. mentalis*.



Der *M. orbicularis oris* hat einen so engen Zusammenhang mit dem *M. buccinator*, daß ich ihn wie Frick bei *Orycteropus* und Meinertz bei den Nagern als *Pars orbicularis oris* des *M. buccinator* bezeichnen möchte.

Beim Moschusochsen fehlt der *M. dilatator nasi* ganz. Die Fasern der einzelnen Muskeln verflechten sich mit der *Pars orbicularis oris* in auffallender Weise. Sie ist wohl die einzige Region der Facialismuskulatur des Schafes, in der senkrecht zur Haut verlaufende Fasern die Muskulatur durchsetzen. Dieser Aufbau der Muskulatur verleiht der Schnauze eine besondere Beweglichkeit und Verformbarkeit.

*M. dilatator nasi und M. maxillo-labialis* (Abb. 7)

Die beiden Muskeln bilden im Ursprungsbereich eine scheinbare Einheit. Der *M. dilatator nasi* nimmt seinen Ursprung vom *Os maxillare*, einige Fasern kommen auch vom *Os zygomaticum*. Der *M. maxillo-labialis* liegt ventral von dem *Dilatator nasi* und entspringt etwas weiter rostral. Die beiden Muskeln bilden zusammen einen kräftigen, querovalen Muskelkopf, bei dem sich eine Trennung in zwei Individuen nur auf Grund des verschiedenen Faserverlaufes durchführen läßt. Die Fasern des *M. dilatator nasi* konvergieren zur Nasenregion hin, während die des *M. maxillo-labialis* divergieren. Etwa in Höhe des Mundwinkels zerfällt der ganze Muskelkomplex in drei Teile: Der *M. dilatator nasi* geht in eine fast drehrunde Sehne über, nachdem er zuvor noch ein kleines Muskelbündel abgespalten hat. Die Sehne zieht oberhalb der Nasenöffnung nach medial und inseriert im derben Bindegewebe über dem medialen Winkel des Nasenloches. Dabei splittert sie sich in sechs dünne Sehnen auf. Der abgespaltene, muskuläre Anteil verläuft etwas unter und neben der Sehne und inseriert am lateralen Rand der Nasenöffnung im Bindegewebe der Nasenregion. Die Fasern der dorso-medialen Portion des *M. maxillo-labialis* verlaufen zunächst parallel zueinander und divergieren nach einem Drittel ihrer Verlaufsstrecke. Diese Portion splittert sich in vier sehnige Anteile auf, die rostral von der Nasenöffnung enden. Der ventro-laterale Hauptteil des *M. maxillo-labialis* zerfällt in Höhe des Mundwinkels in drei Bündel, die ihren divergierenden Verlauf aufgeben und jetzt sogar etwas konvergieren. Sie bilden schmale, sehnige Lamellen und lassen sich fast bis zur Mediane verfolgen. Zur Insertionsstelle hin splittern sich die sehnigen

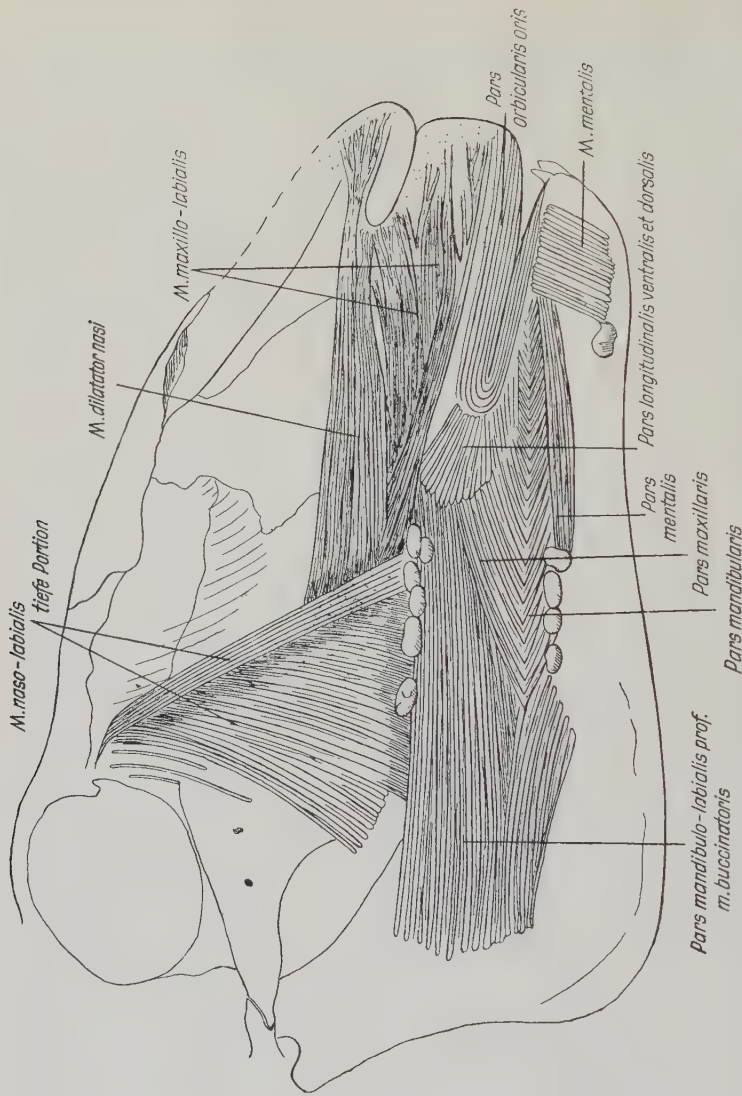


Abb. 7. Ansicht von lateral, rechte Seite. Von den Derivaten des Sphincter colli profundus sind abgetragen: M. zygomatico-labialis, M. palpebralis, M. orbicularis oculi, die oberflächliche Portion des M. nasolabialis, die oberflächliche Schicht des M. buccinator und seiner Pars orbicularis oris

Lamellen weiter auf, so daß ein feines Sehnengeflecht entsteht. Im Gegensatz zu dieser sehnigen Insertion beim Schaf setzt bei *Orycteropus* der Muskel fleischig an. Makroskopisch ist hier keine Sehne nachzuweisen (Frick). Einen ähnlichen Befund zeigen hystricomorphe Nager (Meinertz).

Bei *Orycteropus* ist die Trennung der beiden Muskeln im caudalen Abschnitt deutlicher als im rostralen, während beim Schaf die Trennung eher umgekehrt im rostralen Abschnitt deutlicher wird. Die Abtrennung wird noch betont durch den Durchtritt des Nervus facialis zwischen beiden Muskeln rostro-dorsal des Mundwinkels.

Boas und Paulli betrachten den ganzen Muskelkomplex als *M. maxillo-labialis*, teilen ihn aber in drei Portionen. Die Veterinär-anatomen beschreiben drei Muskeln, den *M. levator labii maxillaris proprius*, der der oberen Portion und dem *M. dilatator nasi* entspricht. Der *M. caninus* ist die mittlere Portion oder der dorsale Anteil des *M. maxillo-labialis*, und der *M. depressor rostri* entspricht der ventralen Partie des *M. maxillo-labialis*.

Nikolai hat für das Schwein die gleichen Muskelverhältnisse gefunden, wie sie beim Schaf bestehen. Im Gegensatz zu *Orycteropus* setzen die Muskeln sehnig an. Aber abgesehen von der Insertions-art stimmen die Muskeln von *Orycteropus* (Frick) ebenfalls mit denen von *Ovis aries* überein. Während Meinertz für den Elch zwei deutlich getrennte Muskeln nachweisen konnte, fand er beim Moschusochsen nur einen *M. maxillo-labialis*.

Beide Muskeln werden beim Schaf, Schwein und Erdferkel von dem gleichen Nerven versorgt, nach Meinertz auch bei Nagern und Elch. Dies spricht für die gemeinsame Abkunft aus einer ursprünglich einzigen Muskelplatte, die Meinertz auch bei einigen Nagern beschreiben konnte.

### *M. buccinator* (Abb. 6, 7)

Der *M. buccinator* hat einen recht großen Anteil an der Pars oris. Er ist beim Schaf in eine oberflächliche und eine tiefe Form zu gliedern. An dem oberflächlichen Anteil unterscheiden wir mehrere Abschnitte: Die Pars orbicularis oris umgibt die Mundspalte. Die Muskelfasern verlaufen von der Haut und Schleimhaut der Oberlippe um den Mundwinkel herum zur Haut und Schleimhaut der Unterlippe. Einige Fasern biegen am Mundwinkel nicht um, sondern enden caudal davon, wobei sich Fasern aus der Oberlippe mit solchen aus der Unterlippe durchkreuzen. Andere Fasern verlaufen nur im Mundwinkelbereich, die vorher beschriebenen Fasern teils bedeckend, teils durchflechtend. Caudal an die Pars orbicularis oris schließt sich eine oberflächliche Portion an. Sie verbindet die Maxilla mit der Mandibula und wird von Meinertz beim Elch als

Pars mandibulo-maxillaris superficialis bezeichnet. Ihre Faserbündel ziehen zunächst dorso-ventralwärts und biegen dann schnauzenwärts um. Auf der Ventralfläche des Unterkiefers gesellen sich einige von caudal kommende Fasern hinzu, so daß ein recht kräftiger Muskel entsteht. Im Ursprungsgebiet sind die Fasern der Pars mandibulo-maxillaris superficialis von zahlreichen Glandulae buccales durchsetzt.

Der tiefe M. buccinator zerfällt in mehrere Portionen, die auf Grund ihrer verschiedenen Verlaufsrichtung voneinander getrennt werden können. Von der Mandibula her kommen zwei Muskelbündel, die in einem spitzen Winkel auseinanderlaufen. Das ventrale Bündel endet an der lateralen Fläche des Unterkiefers im mittleren Abschnitt, das andere verläuft weiter nach rostral auf den Mundwinkel zu, endet aber schon ein Stück vorher in der Mundschleimhaut. Zwischen die beiden Bündel schieben sich Muskelfasern, die von rostro-dorsal nach caudo-ventral verlaufen. Diese bilden mit Fasern, die in entgegengesetzter Richtung ziehen, eine Raphe, so daß ein Fischgrätenmuster entsteht. Zum Mundwinkel zieht von caudal eine kleine, aber ziemlich dichte Muskelplatte, die mit einigen Fasern in die dorsale Portion des tiefen M. buccinator einstrahlt, während der größte Teil in der Wangenschleimhaut inseriert. Eine kleine, am weitesten ventral liegende Portion kommt von der lateralen Fläche des Unterkiefers, zieht nur ein Stück nach rostral und endet in der Nähe des M. mentalis. Sie ist also eine rein mandibuläre Portion.

Beim M. buccinator ist der Vergleich mit anderen Säugetieren wohl am schwersten, da die vielen Anteile ein recht unterschiedliches Bild zeigen. Die größte Differenzierung des Muskels ist wohl bei den Nagern erreicht. Beim Elch beschreibt Meinertz drei übereinanderliegende Schichten, während sich für Moschusochsen, Orycteropus, Schwein und auch Schaf nur zwei Schichten herauspräparieren lassen.

In etwa stimmen die Befunde beim Schaf mit denen bei Orycteropus (Frick) überein. Pars maxillaris und mandibularis laufen zu einem Fischgrätenmuster zusammen. Die dichte Muskelplatte beim Schaf mit ihrem rostro-caudalen Verlauf vom Mundwinkel aus entspricht in etwa der Pars longitudinalis ventralis und der Pars longitudinalis dorsalis. Einen selbständigen M. bucco-nasolabialis gibt es beim Schaf allerdings nicht.



Die kleine ventrale Portion könnte auf Grund ihrer Verlaufsrichtung dem M. bucco-lab. inf. gleichgesetzt werden, den Meinertz für Elch und Moschusochsen als selbständigen Muskel beschreibt. Bei letzterem soll er besonders kräftig sein. Für das Schaf möchte ich lieber die Bezeichnung Pars mentalis des M. buccinator von Nikolai übernehmen.

#### *M. mentalis* (Abb. 7)

Einen M. mentalis erwähnt Meinertz weder für Elch noch Moschusochsen. Dagegen berichten Frick und Nikolai von einem solchen Muskel, der die Verlaufsrichtung des M. buccinator fortsetzt. Beim Schaf fand sich nun weit rostral, nur noch von wenigen Buccinatorfasern durchsetzt, eine kleine, annähernd rechteckige Muskelplatte, deren Fasern von der Unterlippe unterhalb der Orbicularis-oris-Fasern in Richtung auf die ventrale Medianlinie laufen, diese aber nicht ganz erreichen, sondern an der ventralen Kante des Unterkiefers inserieren. Einige senkrecht zur Haut verlaufende Muskelfasern durchflechten den M. mentalis, der von einem Endast des Ramus platysmatis innerviert wird.

#### *Nervus facialis* (Abb. 8)

Der Nervus facialis tritt durch das Foramen stylomastoideum aus dem Schädel aus. Das Foramen wird von der Glandula parotis überdeckt. Durch das Drüsengewebe hindurch sendet der Facialis seine Äste nach rostral, dorsal und caudal. Er gabelt sich kurz nach dem Austritt aus dem Foramen stylomastoideum auf und entsendet einen Ramus retroauricularis I und II, einen Ramus temporalis (III), den Ramus orbitalis (IV), Ramus buccalis lab. sup. (V) und Ramus buccalis lab. inf. (VI) sowie den Ramus platysmatis (VII). Die drei letztgenannten ziehen rostralwärts, Ramus temporalis (III) und Ramus orbitalis (IV) verlaufen eine kurze Strecke gemeinsam.

#### *Ramus retroauricularis* (I und II)

Der gemeinsame Stamm des Ramus retroauricularis I und II verläßt als erster Zweig den Nervus facialis, verläuft nach caudal und gabelt sich schon nach kurzem Verlauf. Beide Äste innervieren die retroauriculäre Muskulatur. Sie begleiten zunächst ein Blutgefäß und zweigen sich dann unter dem caudalen Anteil der 2. retro-auriculären Schicht in feinere Äste auf. Der Ramus retro-

auricularis I schlingt sich um das Muschelgesäß herum. Zwei Ästchen des Ramus retroauricularis I versorgen nach der Teilung sofort die 3. retroauriculäre Schicht. Von da an zieht der Ramus retroauricularis I auf der 3. Schicht unter dem rostralen Anteil der 2. Schicht weiter. Er durchbohrt das auf ihm liegende Bindegewebe, erreicht den rostralen Rand der 2. retroauriculären Schicht unterhalb des Scutulum und dringt von dort mehr oder weniger rückläufig mit mehreren Ästchen in die Muskulatur des vorderen Anteils der 2. Schicht ein. Der Endast des I. retroauriculären Ramus verschwindet an der Eminentia conchae im Knorpel und läßt sich nicht weiter verfolgen. Es ist aber anzunehmen, daß er den M. helcis retroauricularis innerviert.

Der Ramus retroauricularis II gibt als erstes Zweige an den caudalen Teil der 2. Schicht ab, durchdringt diese mit einem größeren Nervenast und innerviert die I. retroauriculäre Schicht und ebenfalls den rostralen Anteil der 2. Schicht.

### *Ramus temporalis (III)*

Der Ramus temporalis versorgt die praeauriculäre Muskulatur, den M. auricularis ant. sup. et inf. und den M. interscutularis. Unter dem dorsalen Zipfel der Parotis trennt sich der Ramus temporalis vom Ramus orbitalis und teilt sich unter dem M. auricularis ant. inf. in seine verschiedenen Äste auf. Er entsendet mehrere Zweige zum M. auricularis ant. sup. nach dorsal und einen unter dem Scutulum hindurch zum M. interscutularis. Die Äste zum M. auricularis ant. inf. durchdringen den Muskel gleich von ihrer Aufteilungsstelle aus. Ein feiner Ast zweigt sich in dem M. depressor helcis aus, ein anderer innerviert den M. subscutulo-auricularis.

### *Ramus orbitalis (IV)*

Der Ramus orbitalis zieht dorsalwärts, entsendet zwei Äste an den M. frontalis und spaltet sich in Höhe des lateralen Augenwinkels in einen supra- und einen infraorbitalen Zweig. Sie sind beide stark verästelt. Während der infraorbitale Ast nur den infraorbitalen Teil des M. orbicularis oculi innerviert, werden vom supraorbitalen Ast mehrere Muskeln versorgt. Er entsendet zunächst ein Ästchen zum M. frontalis und innerviert den M. orbicularis oculi und den M. superciliaris. Sie werden beide in ihrer ganzen Ausdehnung von Ästchen des supraorbitalen Zweiges durchzogen. Der Hauptanteil dieses Zweiges verläuft unter dem M.

orbicularis oculi. Ein Ast zieht über den medialen Augenwinkel hinaus nach rostral unter den M. naso-labialis und innerviert beide Anteile dieses Muskels. Ich konnte also nicht die Befunde von Akajewsky für das Schaf bestätigen. Er beschreibt die Innervation des oberflächlichen Anteils vom M. naso-labialis durch einen Ast aus dem Plexus buccalis und die Versorgung des tiefen Anteils durch einen infraorbitalen Zweig aus dem Ramus orbitalis. Auch beim Schwein wird der oberflächliche Anteil des Naso-labialis aus dem Plexus buccalis versorgt. Frick dagegen beschreibt die Versorgung des Muskels durch einen supraorbitalen Zweig aus dem Ramus orbitalis bzw. Ramus zygomatico-orbitalis. Hier stimmen also die Verhältnisse von *Orycteropus* und der von mir untersuchten Exemplare von *Ovis aries* überein.

Es ist nicht möglich zu entscheiden, ob die für die beiden Individuen beschriebene Innervation des M. naso-labialis den Regelfall bildet oder eine Ausnahme darstellt, während die Befunde von Akajewsky das typische Verhalten wiedergeben. Fest steht nur die Tatsache, daß bei beiden von mir untersuchten Exemplaren der M. naso-labialis sicherlich durch supraorbitale Äste aus dem Ramus orbitalis innerviert wurde.

### *Plexus buccalis (V und VI)*

Der Plexus buccalis wird aus dem Ramus buccalis lab. sup. und Ramus buccalis lab. inf. (V und VI) gebildet. Es handelt sich hierbei zweifellos um den stärksten Strang des Nervus facialis. Der Plexus buccalis verläuft zunächst unter dem Platysma. Von ihm gehen zwei Äste zum caudalen Teil des M. zygomaticus. Dieser Muskel wird beim Schwein auf die gleiche Weise innerviert. Frick für *Orycteropus* und Meinertz für Elch und Moschusochsen berichten von der Versorgung des M. zygomatico-labialis durch den Ramus zygomatico-orbitalis.

Zwei feine Äste ziehen zur Pars palpebralis. Nach ihrem Abgang teilt sich der Plexus buccalis in seinen Ramus buccalis lab. sup. et inf. auf. Der erstere ist bedeutend stärker als der zweite. Er verläuft nach Abgabe einiger Äste an den oberflächlichen und auch an den tiefen Teil des M. buccinator in rostro-frontaler Richtung auf den M. maxillo-labialis zu. Vor diesem Muskel gibt er mehrere Äste an den oralen Anteil des M. zygomatico-labialis ab, dann dringt er zwischen der Pars orbicularis oris und dem M. maxillo-labialis in die Tiefe. Dabei splittert sich der Ramus in zahlreiche Anteile auf.

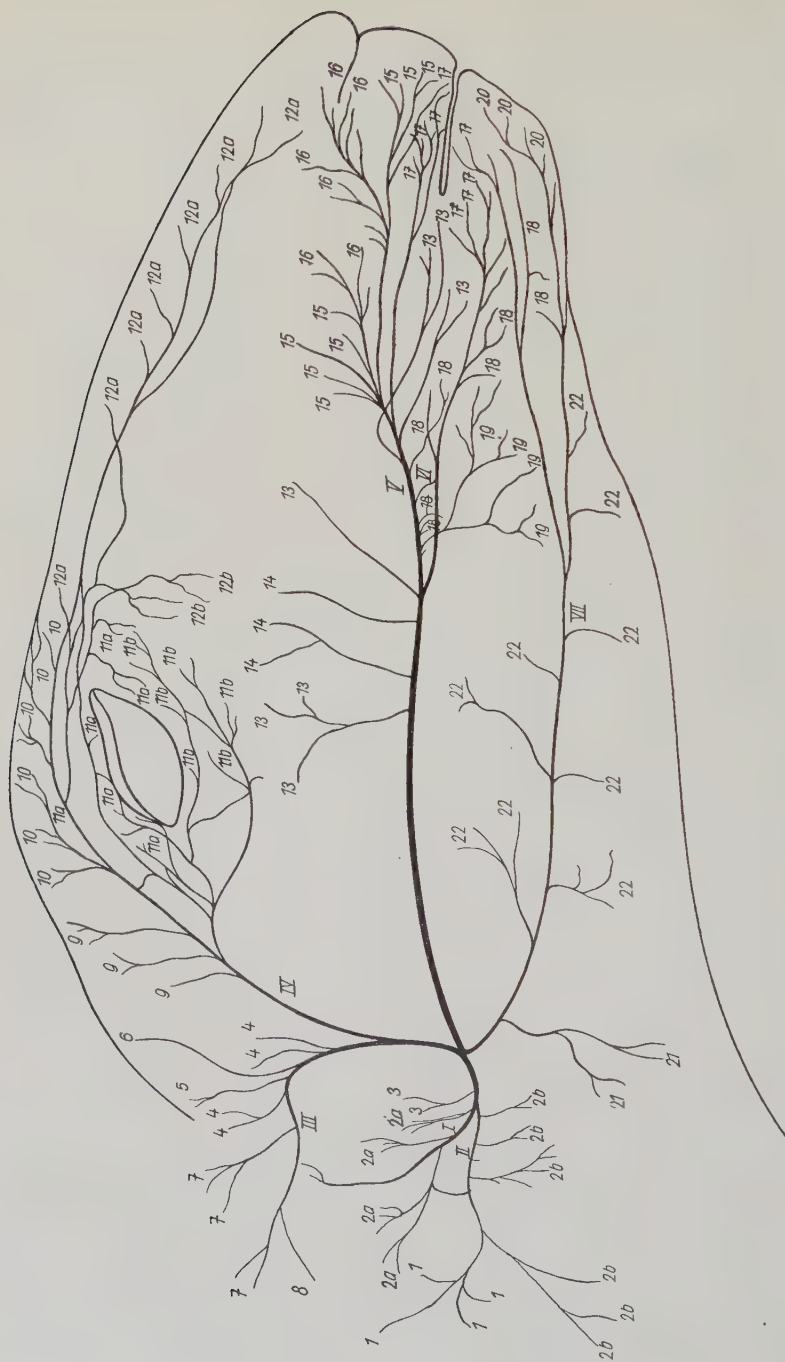


Abb. 8



Der Ramus buccalis lab. sup. durchbohrt den M. maxillo-labialis und innerviert ihn. Ein Teil seiner Äste gelangt durch den M. maxillo-labialis in den M. dilatator nasi. Einige sehr feine Endäste gelangen bis in das feste Bindegewebe der Nasenregion. Außerdem wird auch ein Teil der Pars orbicularis oris des M. buccinator vom Ramus buccalis sup. versorgt.

Der Ramus buccalis lab. inf. innerviert noch oberflächliche Partien des M. buccinator und außerdem dessen Pars orbicularis oris.

### *Ramus platysmatis* (VII)

Der Ramus platysmatis gibt weit caudal zwei Äste an die Pars auris ab. Danach entsendet er auf seinem ganzen Wege Äste für das Platysma, unter dem der Ramus platysmatis verläuft.

Im ganzen gesehen ist er ein recht kräftiger Nervenstrang, der sich auf gut halbem Wege in zwei Zweige spaltet. Der dorsale versorgt oberflächliche Buccinatoranteile und die Pars orbicularis oris.

Der ventrale Zweig, der nahezu an der Unterkieferkante entlangzieht, schickt ebenfalls Äste zum M. buccinator und außerdem zum M. mentalis. Einige Endästchen verflechten sich im festen Bindegewebe der Pars oris.

### Zusammenfassung

Die Entwicklung der Facialismuskulatur bei *Ovis aries* hat im Prinzip die gleiche Richtung eingeschlagen wie bei *Orycteropus*, Nagern, Hund, Katze, Schwein, Elch und Moschusochsen. Die Gesichtsmuskulatur läßt sich auf zwei Schichten zurückführen, das

Zu Abb. 8 (Seite 748)

Abb. 8. *Ovis aries* A, rechte Seite, Innervation der oberflächlichen Facialismuskulatur, schematisiert.

1	1. retroauriculäre Schicht	8	M. subscutulo-auricularis	14	Pars palpebralis
2a	Rostraler Teil der 2. Schicht	9	M. frontalis	15	M. maxillo-labialis
2b	Caudaler Teil der 2. Schicht.	10	M. superciliaris	16	M. dilatator nasi
3	3. retroauriculäre Schicht	11a	M. orbicularis oculi (supraorbital)	17	Pars orbicularis oris m. buccinatorii
4	M. auricularis ant. inf.	11b	M. orbicularis oculi (infraorbital)	18	M. buccinator (oberflächliche Portion)
5	M. depressor helcis	12a	M. naso-labialis (Lippenteil)	19	M. buccinator (tiefe Portion)
6	M. interscutularis	12b	M. naso-labialis (Wangenteil)	20	M. mentalis
7	M. auricularis ant. sup.	13	M. zygomatico-labialis	21	Pars auris
				22	Platysma myoides

Platysma und den Sphincter colli profundus. Ein Sphincter colli superficialis fehlt völlig, das Platysma cervicale ist bereits geschwunden. Das Platysma hat sich sicher zurückgebildet. Es stellt nur noch eine dünne Muskelplatte dar, die durchaus keinen funktionstüchtigen Eindruck macht. Vom Platysma cervicale wird die retroauriculäre Muskulatur abgeleitet, die vom Ramus retroauricularis I und II aus dem Nervus facialis innerviert wird.

Der Sphincter colli profundus hat eine starke Differenzierung erfahren. Er besteht jetzt aus einzelnen Muskelindividuen und Muskelpartien, die größtenteils keinen „sphincterähnlichen“ Verlauf mehr haben. Sie haben sich mehr auf die Schädelöffnungen konzentriert. Die Pars cervicalis fehlt; vorhanden sind: Pars auris, Pars intermedia, Pars palpebralis und Pars oris. Die einst geschlossene Pars intermedia gliederte sich in eine Pars intermedia dorsalis und eine Pars intermedia ventralis. Letztere ist ohne Rudimente geschwunden. Die Pars intermedia dorsalis hat sich stark differenziert. Von ihr ist schnauzenwärts die orbito-nasale Muskulatur abzugrenzen und weiter caudal die praeauriculäre Muskulatur, die durch die Einlagerung des Scutulum eine besondere Prägung und Entwicklungsmöglichkeit erhalten hat. Zur praeauriculären Muskulatur werden der M. auricularis ant. sup. et inf. gerechnet, der M. interscutularis, der M. subscutulo-auricularis und der M. zygomatico-labialis, der nur noch auf Grund seiner muskulären Zusammenhänge hierher gehört, denn er wird aus dem Plexus buccalis innerviert. Der M. auricularis ant. sup. und der M. interscutularis sind in Trennung begriffen, wie Schaf A deutlich zeigt, während sich zwischen M. auricularis ant. sup. und M. frontalis unter Umständen eine Vereinigung anbahnt. Die Verflechtung der Frontalisfasern mit dem M. auricularis ant. inf. ist als primärer Zustand anzusehen. Auch sie löst sich (Schaf A).

Der orbito-nasalen Muskulatur gehören der M. orbicularis oculi, M. superciliaris, M. frontalis und der M. naso-labialis mit seinen beiden Portionen an, die beide von supraorbitalen Ästen versorgt werden. Akajewsky fand für diesen Muskel von Ovis aries eine andere Innervation, eine infraorbitale und vestibuläre. Die Pars oris ist sehr kräftig ausgebildet und stark untergliedert. Sie wird aus dem Ramus buccalis und mit einigen Ästchen aus dem Ramus platymatis versorgt.

Abschließend möchte ich noch einmal auf die individuelle Variabilität der Facialismuskulatur bei Ovis aries hinweisen, die

deutlich zeigt, daß die Muskulatur von *Ovis aries* an einer lebhaften Entwicklung teil hat, die vermutlich nicht nur aus veränderten funktionellen Verhältnissen zu erklären ist.

### Schrifttum

Akajewsky, A.: Zur Morphologie des *M. levator nasolabialis* und des *M. malaris* bei einigen Haustieren. *Anat. Anzeiger* **73** (1931) 1–22. — Boas, J. E. V.: Ohrknorpel und äußeres Ohr der Säugetiere. Kopenhagen 1912. — Boas, J. E. V., und Paulli, S.: *The Elephant's Head. I. part: The Facial Muscles on the Proboscis.* Jena 1908. — Ellenberger, W., und Baum, H.: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.* 18. Aufl., Berlin 1943. — Frick, H.: Über die oberflächliche Facialismuskulatur von *Orycteropus aethiopicus*. *Morphol. Jahrbuch* **92** (1952) 200–255. — Huber, E.: Über das Muskelgebiet des *N. facialis* bei Katze und Hund nebst allgemeinen Betrachtungen über die Facialismuskulatur. *Anat. Anzeiger* **51** (1918) 1–7. — Huber, E.: Über die Muskulatur des *N. facialis* beim Hund und allgemeine Betrachtungen über die Facialismuskulatur. I. und II. Teil. *Morphol. Jahrbuch* **52** (1923) 1–110. — Martin, P.: *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.* IV. Band. Stuttgart 1923. — Meinertz, T.: Das oberflächliche Facialisgebiet der Nager. *Zool. Jahrbuch Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere.* **67** (1941) 120–270. — Meinertz, T.: Das Facialisgebiet beim Elch (*Cervus alces*). *Morphol. Jahrbuch* **96** (1956) 524–598. — Meinertz, T.: *The Superficial facialis Musculature of the Greenland Musk-ox, Ovibos moscatus.* Meddelelser om Gronland. Kommissionen for Videnskabelige Undersogelser i Gronland **107** (1954). — Nickel, R., Schummer, A., Seiferle, E.: *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere I.* Berlin und Hamburg 1954. — Nikolai, N.: Über die oberflächliche Facialismuskulatur des Schweines (*Sus scrofa*). *Morphol. Jahrbuch* **93** (1954) 321–363.

Brigitte Klause,  
Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Straße 14

*Aus dem histologisch-embryologischen Institut  
der medizinischen Fakultät der Karlsuniversität in Plzeň  
(Leiter: Prof. Dr. Dr. Otto Slabý)*

## **Studie zum Problem des segmentalen Ursprungs der Occipitalregion des Vogelschädels<sup>1</sup>**

Von

**O. Slabý**

Mit 26 Abbildungen

(Eingegangen am 9. Dezember 1957)

### **Einleitung**

Die Frage des segmentalen Ursprungs des Wirbeltierschädels ist sicherlich ein Grundproblem der Evolution, und es gebührt ihr in der Lösung der evolutionsmorphologischen Probleme die erste Stelle. Es handelt sich hauptsächlich um ein gründlicheres Kennenlernen des metameren Ursprungs des Schädels der höheren Wirbeltiere (Vögel und Säugetiere), denn dieses Problem ist bisher nur wenig studiert worden. Die Verhältnisse bei den niederen Wirbeltieren sind ziemlich genügend bekannt. Aus den Arbeiten, die sich mit diesen Problemen beschäftigen, geht hervor, daß man im Laufe der Entwicklung drei prootische Segmente (das praemandibuläre, das mandibuläre und das hyoide) und sieben metotische feststellen kann, von denen die ersten beiden früher oder später im Laufe der Ontogenese verschwinden. Diese Befunde stimmen, worauf Frankberger (1940) aufmerksam gemacht hat, mit den neueren palaeontologischen Befunden nicht überein.

Weniger Erfahrungen sind bisher bei den höheren Wirbeltieren, bei den Vögeln und den Säugetieren festgelegt worden.

Wir wollen uns nun der Historie des Problems bei den Vögeln zuwenden, welche schon bei von Baer (1828) beginnt, demzufolge

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.



zwei Urwirbel vor dem ersten sich entwickelnden Somiten erscheinen. His (1868) war derselben Meinung. Kupffer und Benecke (1879) haben sogar drei bis vier Somiten vor dem ersten sich entwickelnden Ursegment vorgefunden, Balfour (1885) spricht hier nur von einem. Auf die Kopfwirbel bei den Keimen der *Sauropsida* hat auch Van Wijhe (1886) aufmerksam gemacht. Rabl (1892) stellt fest, daß sich „die Urwirbel der Reihe nach, von vorn nach hinten, so daß also der vorderste Urwirbel zugleich der älteste ist“, entwickeln. — Fischel (1896) hat sich mit denselben Problemen bei den Entenembryonen beschäftigt. Aus seinen Schlußfolgerungen geht hervor, daß der erste kraniale Somit, der sich entwickelt hat, zugleich der älteste ist. Von ihm rostralwärts entwickeln sich keinerlei neue weitere Urwirbel. Er bleibt während der ganzen Zeit der Gestaltung von Ursegmenten der älteste und am weitesten kranial gelegene. Die Reihe von Ursegmenten nimmt von vorn nach hinten zu. Chiarugi (1889) kam bei *Gallus* zu ganz anderen Schlußfolgerungen: Wenn sich der erste Urwirbel entwickelt, erscheint kaudalwärts von ihm eine lange Reihe von Urwirbeln, folglich in der Richtung von vorn nach hinten. Wenn sich 7 bis 10 Elemente dieser langen „distalen“ Reihe entwickelt haben, entwickeln sich rostralwärts vom ältesten ersten Urwirbel angefangen, folglich in der Richtung nach vorn, zwei neue Somiten, die ihm zufolge der sogenannten „kurzen Proximalreihe“ angehören. Und so ist — ihm zufolge — bei den älteren Keimen der am weitesten kranial gelegene Urwirbel nicht der älteste Somit. Bei diesen älteren Keimen hält Chiarugi für den ersten kaudalen („distalen“) Urwirbel, also den ersten Somiten in jener ursprünglichen kaudalen Reihe, denjenigen, der von vorn scharf abgegrenzt ist. Eine ähnliche Ansicht vertrat auch Platt (1889), die zur Schlußfolgerung gelangte, daß sich vor dem ersten Urwirbel, folglich rostralwärts von ihm, später noch zwei weitere entwickeln resp. ein ganzer Urwirbel und die Hälfte eines weiteren.

Goronowitsch (1893) bezeichnet den ersten ältesten Urwirbel als dritten Kopfsomiten, der später in der Querebene des zweiten Branchialbogens liegt. Wenn sich dann im ganzen 6 oder 7 Urwirbel kaudalwärts von ihm entwickelt haben, erscheint vor dem ersten ältesten Somiten der zweite Kopfurwirbel. Später bildet sich im axialen Mesoderm, vor der Anlage des Hörbläschens eine radiale Zellanhäufung, die der Autor für den am weitesten kranial gelegenen rudimentären Kopfurwirbel der Vögel hält. Der erste Somit liegt

später in der Querebene der Anlage des Hyoidbogens. Er löst sich nie vom axialen Mesoderm ab.

Nach Weber (1903) entwickeln sich unausgesetzt neue Urwirbel in gleichem Maße an beiden Enden ihrer Reihe. Die ältesten von ihnen sind also in der Mitte der Reihe gelegen.

Rex (1905) endlich hält (ähnlich wie schon Rabl) das erste Paar der entwickelten Urwirbel gleichzeitig für das älteste. Gleichzeitig — als der erste in der Autorensreihe — erklärt er, daß es im Laufe der Entwicklung zur Reduktion des kranialen Urwirbels kommt. Zu seinen Ausführungen kommen wir noch im beschreibenden und synthetischen Abschnitt dieser Arbeit zurück.

Das Problem ist auch experimentell bearbeitet worden: Schon im Jahre 1898 ist Peebles auf experimentellem Wege zur Schlußfolgerung gelangt, daß die Vordersomiten sich in der Gegend des Vorderendes des Primitivstreifens entwickeln; Patterson (1907) und Hubbard (1908) haben gleichfalls auf experimentellem Wege festgelegt, daß sich nur ein unvollständiger Somit vor der ersten intersomitischen Spalte bildet. Lillie (1919) hat diese Ansicht in sein Buch übernommen. In letzterer Zeit haben Hinsch und Hamilton (1956) das Problem untersucht, wie viele rudimentäre Somiten sich beim Huhn bilden und mit welcher Regelmäßigkeit sie erscheinen, wie lange sie als intakte identifizierbare Elemente bestehen und welches ihr weiteres Schicksal ist. Sie sind zu der Meinung gelangt, daß sich vor der ersten intersomitischen Spalte, bald nach der Bildung des ersten vollkommenen Somiten, ein unvollkommenes Ursegment entwickelt, welches in den späteren Stadien verschwindet. Der zweite rudimentäre Urwirbel bildet sich später und erscheint in einem kleinen Prozent von Fällen. Der erste vollkommene Somit persistiert bis über den dritten Tag hinaus. Gräper (1926) schließt, daß der erste Urwirbel, der sich gebildet hat, dauernd der erste bleibt. Jager (1924) und (1926) hat beim Huhn zwei Paare rudimentäre metotische Ursegmente beobachtet, die vor dem ersten entwickelten kompletten Somiten liegen. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen sind auch die Autoren gelangt, die sich mit dem Problem später befassen (De Beer und Barrington; Frankenberger, siehe im folgenden). Hamburger und Hamilton (1951) haben festgestellt, daß der erste rudimentäre Urwirbel frühzeitig und unregelmäßig verschwindet.

Das Problem ist demzufolge bisher vorwiegend bei den häufigen Arten studiert worden, die sich auch gut zum Experiment eignen.

Es wird gewiß nutzbringend sein, wenn wir die Reihe der Forschungen bei einigen anderen Vögeln ergänzen, wo jedoch — der geringen Menge von Material und der Unzulänglichkeit der genauen Kenntnis der Befruchtungszeit wegen — es schwierig ist, zu experimentieren.

In dieser Arbeit wird vor allem die Frage der Bildung und des Verschwindens der metotischen Urwirbel im Laufe der frühen Ontogenese bei Vögeln behandelt werden, und zwar von einigen Standpunkten aus. Vor allem wird bei der Art *Fulica atra* studiert werden, wieviele metotische Urwirbel sich entwickeln und wieviele von ihnen definitiv in den Schädelbau inkorporiert werden. Weiteres wird dann bei den Arten *Larus ridibundus* und *Corvus frugilegus* die Frage der ontogenetischen und phylogenetischen Reduktion der kranialen metotischen Urwirbel bei den jüngsten Keimlingen besprochen werden. Ein weiterer Beweis der metamerischen Anordnung der Occipitalregion ist auch das Erscheinen der Anlagen der Kranialrippen, die den lateralen Dorsalrippen homolog sind und sich an die neuralen den inkorporierten Occipitalwirbeln angehörenden Wirbelbögen anschließen. Aus diesem Grunde wird auch die frühe Morphogenese dieser Elemente bei den Arten *Larus ridibundus*, *Fulica atra* und *Corvus frugilegus* studiert werden.

### Material und Methode

Als Material zu dieser Arbeit wurde eine Reihe von Keimscheiben der Lachmöve (*Larus ridibundus* L.), des Bläßhuhnes (*Fulica atra*) und der Krähe (*Corvus frugilegus* L.) benützt. Die Keimscheiben wurden mit Bouins Pikroformol fixiert, in Paraffin eingebettet, in sagittale Schnitten von 10  $\mu$  Dicke zerlegt und mit Weigerts Haematoxylin und Eosin gefärbt. Aus den sagittalen Schnitten wurden mit Abbés Zeichnungsapparat Rekonstruktionen einiger Schnitte gefertigt, die dann schematisch aufgezeichnet wurden, und dies derart, daß auf der Abbildung immer die Anlage des Hörbläschens und der ersten metotischen Urwirbel dargestellt wurde. Endlich wurden dann die kleinsten Keimlinge der Lachmöve und der Krähe benützt, die auf dieselbe Art bearbeitet worden sind, sie wurden jedoch quer geschnitten, um die Entwicklung der Kranialrippen verfolgen zu können.

### Beschreibung von einzelnen Stadien und Vergleich mit den Befunden anderer Autoren

#### *Fulica atra*

Bei dieser Art werden wir verfolgen, wieviele metotische Ursegmente sich entwickeln, wieviele sich reduzieren und wieviele definitiv in den Schädelbau inkorporiert werden.

Embryo mit 10 Urwirbeln (Abb. 1): Die Hörplakode, die uns in den frühen Stadien als wichtiger Orientationspunkt dienen wird, ist als verdichtete Epithelialleiste ersichtlich. Am Sagittalschnitt, der durch eine Reihe von Urwirbeln geführt ist, beobachten wir — als den kranialsten — einen Urwirbel, der etwas kleiner als die übrigen ist und den wir anscheinend als den ersten in der Reihe der metotischen Urwirbel halten können. Jedoch um einige Schnitte weiter lateral, knapp beim kranio-lateralen Rand des erwähnten kranialen Urwirbels, beobachten wir eine Zellgruppe, die ihrer Umgebung gegenüber scharf abgegrenzt ist, sowohl auch scharf abgegrenzt gegenüber dem oben angeführten kranialen Urwirbel. Man kann keinen Zusammenhang zwischen diesen zwei Formationen nachweisen, obgleich sie eng benachbart sind. Man kann diese

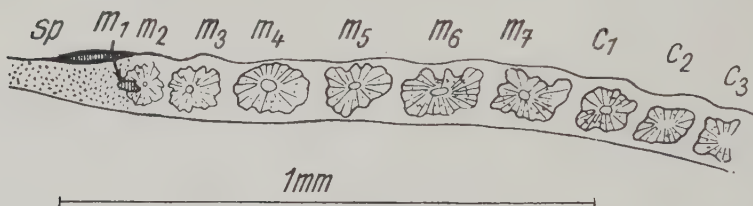


Abb. 1. Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch einen Keim von *Fulica atra* mit 10 Urwirbeln

Zellgruppe für den rudimentären ersten metotischen Urwirbel halten. Es ist noch schwierig, Schlußfolgerungen zu ziehen, warum es zum Verdrängen des bedeutend rudimentären Urwirbels lateralwärts gekommen ist. Sehr wahrscheinlich spielt hier einesteils die Vergrößerung des zentralen Nervensystems, anderenteils das Wachstum des Hörbläschens eine gewisse Rolle. Die länglichen Zellen dieses ersten rudimentären Ursegments liegen mit ihrer Längsachse senkrecht in dorsoventraler Richtung auf der Längsachse des Körpers. Die Zentralthöhle ist nicht ersichtlich. Daraus läßt sich schließen, daß es sich um ein Rudiment des dorsalen oder ventralen Teils des Urwirbels handelt. Es ist jedoch nicht sicher, ob dieses Ursegment das Maximum seiner Entwicklung nicht schon früher erreicht hat (später kaum, denn im nächsten Stadium werden wir sehen, daß auch der zweite Urwirbel bedeutend reduziert ist). Das ändert aber nichts an der Tatsache, daß man im Stadium mit 10 Urwirbeln sieben metotische Ursegmente finden kann, und wir



werden imstande sein, im folgenden ihr weiteres Schicksal zu verfolgen.

Ähnliche Verhältnisse haben de Beer und Barrington (1934) bei der Ente vorgefunden. Die Unterschiede sind nur unbedeutend. Beim Stadium mit zehn Urwirbeln haben sie auch einen gänzlich rudimentären ersten Somiten vorgefunden, der gleichfalls in die Ebene der lateralen Kanten der weiteren Urwirbel hinausgeschoben ist und durch längliche Zellen mit einer kleinen Zentralthöhle gebildet wird. Er ist vom ersten Urwirbel nicht vollständig abgeteilt worden, während er in unserem Falle vollkommen abgeteilt erscheint. Beim Stadium mit sieben Urwirbeln hatte dieser erste Urwirbel noch keine Zentralthöhle und war infolgedessen dem bei der *Fulica* vorgefundenem ähnlich.

Frankenberger (1940) hat beim Embryo von *Phalacrocorax carbo* mit zwölf Urwirbeln knapp hinter der Gehörplakode einen kleinen, schlecht abgegrenzten Urwirbel vorgefunden, der deutlich in Mesenchym zerfällt, und hält ihn für *m 1* (nach der Bezeichnung von de Beer). Ihm folgt ein zweiter, auch kleiner, doch schon viel besser entwickelter Urwirbel, der aber kleiner ist als die folgenden Ursegmente. Die Verhältnisse ähneln also wieder in bedeutendem Maße jenen, die bei *Fulica* gefunden worden sind.

Die übrigen Urwirbel dieses Stadiums (*m 3*—*c 3*) sind annähernd gleich groß und werden durch bedeutend in die Länge gezogene, radial angeordnete Zellen gebildet, die eine kenntliche Zentralthöhle besitzen.

Embryo mit fünfzehn Ursegmenten. (Abb. 2): Vom Rudiment *m 1* ist keine Spur mehr übriggeblieben, so daß dadurch seine transitorische Natur erwiesen erscheint. Als erster in der Reihe der Urwirbel ist jetzt jener, den wir im vorhergehenden Stadium als den zweiten metotischen Urwirbel *m 2* gehalten haben und der schon damals kleiner war als die mehr kaudal gelegenen Somiten.

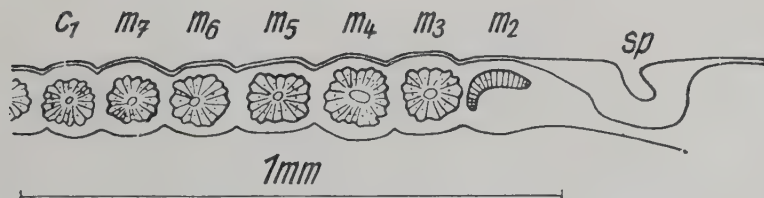


Abb. 2. Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch einen Keim von *Fulica atra* bei einem Embryo mit 15 Urwirbeln

In diesem Stadium ist schon kaum mehr die Hälfte von ihm erhalten geblieben – eine bogenartige Reihe länglicher Zellen, die den dorso-kaudalen Teil des Urwirbels darstellen. Es ist hier also auch der zweite Urwirbel vertreten, der in bedeutendem Maße rudimentär ist.

De Beer und Barrington haben bei einem Entenembryo mit vierzehn Somiten auch ein Verschwinden des *m 1* festgestellt, so daß die Reihe der Urwirbel mit dem Segment *m 2* beginnt, das nunmehr auch schon rudimentär ist (es fehlt ihm die Kranialwand).

Die übrigen Urwirbel weisen eine ähnliche Struktur auf wie im vorhergehenden Stadium.

Embryo mit 21 Urwirbeln (Abb. 3): Die ersten Anlagen des Nervus glossopharyngicus und vagus (IX+X) treten auf; dadurch hat auch der am meisten kranial gelegene Somit seine topographische Beziehung mit dem Hörbläschen verloren, und diese Nerven werden uns weiterhin als fester Punkt dienen, nach dem wir uns

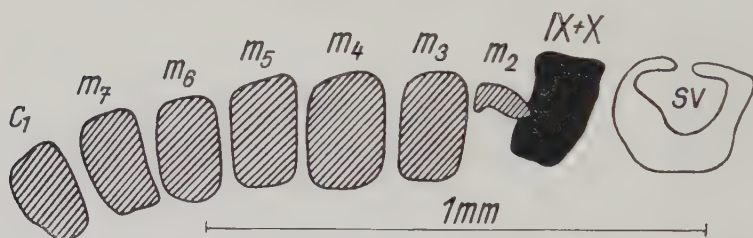


Abb. 3. Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch einen Keim von *Fulica atra* bei einem Embryo mit 21 Urwirbeln

bei der Klassifikation der Somiten richten werden. Als erstes Segment ist hier deutlich noch das Rudiment des zweiten metotischen Somiten (*m 2*) erhalten, was aus dem Vergleich mit dem vorigen Stadium, wie auch mit dem folgenden, hervorgeht. Es liegt eng benachbart mit dem N. glossopharyngicus und hat seine Beziehung mit dem Hörbläschen verloren. Es wird auch dadurch verursacht, daß das sich entwickelnde Hörbläschen nicht mehr in die Länge ausgebreitet ist, so wie es die Gehörplakode war, worauf auch de Beer und Barrington aufmerksam machen. Es könnte scheinen, als ob es zu einer Verschiebung der Urwirbel in kaudaler Richtung gekommen wäre (obgleich auch dies nicht ausgeschlossen ist), aber die Vergrößerung der Entfernung zwischen dem Hörbläschen und *m 2* wird hauptsächlich dadurch verursacht, daß sich das Lagen-

ausmaß dieses Bläschens verändert und daß sich dieser Raum durch den allgemeinen Wuchs des Keimlings relativ vergrößert. Im Rudiment *m* 2 bemerken wir schon Muskelfasern, ähnlich wie auch schon bei den übrigen Urwirbeln.

De Beer und Barrington haben den Embryo der Ente mit 23 Somiten durchforscht und haben im großen ganzen ähnliche Verhältnisse vorgefunden wie in unserem Falle.

Embryo von 5 mm Länge (Abb. 4): In diesem Stadium dient uns die Verbindung des Überrestes der Ganglienleiste des N. glossopharyngicus und vagus mit dem unbedeutenden ersten cervikalen Ganglion als gute Richtschnur. Dadurch können wir genau den ersten cervikalen Somiten bestimmen und uns über die

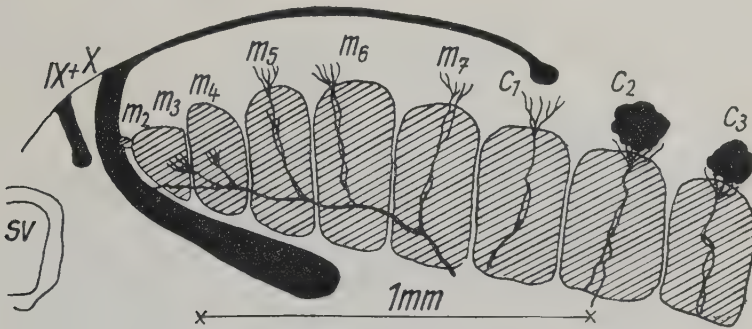


Abb. 4. Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch einen Keim von *Fulica atra* bei einem 5 mm langen Embryo

Anzahl und Verhältnisse der erhaltenen metotischen Segmente orientieren. Am weitesten kranial finden wir das unbedeutende Rudiment des Urwirbels, der mit dem folgenden in der Reihe ungefähr im selben Verhältnisse steht, wie wir es beim Stadium mit 10 Urwirbeln *m* 1 zu *m* 2 beobachtet haben. Sogar in diesem Rudiment bemerken wir noch Muskelfasern. Nach oben angeführter Art können wir leicht feststellen, daß es sich noch um den letzten Überrest des zweiten metotischen Wirbels (*m* 2) handelt. Es ist charakteristisch, daß in dieses Rudiment kein besonderer Nerv eindringt. Infolgedessen sind bei der Art *Fulica atra* beim 5 mm langen Embryo sechs occipitale Urwirbel erhalten geblieben. Es ist gleichzeitig das letzte Stadium, bei dem man noch den zweiten occipitalen Urwirbel beobachten kann.

De Beer und Barrington haben die letzten, vollkommen unbedeutenden Überreste von *m* 2 bei einem 78 Stunden alten Entenembryo vorgefunden.

Frankenberger hat bei einem Embryo von *Phalacrocorax carbo* mit 34 Urwirbeln Verhältnisse vorgefunden, die mit unseren Befunden beim 5 mm langen Embryo heinahe ganz übereinstimmen, nur ist *m* 2, obgleich sehr rudimentär, viel größer.

Was die weiteren Urwirbel dieses Stadiums anbelangt, ist der dritte occipitale Urwirbel, von *m* 5 angefangen, viel mehr als um eine Hälfte kleiner als der weitere. Es scheint also, daß auch er der Reduktion unterliegt.

Embryo von 7 mm Länge (Abb. 5): Der zweite occipitale Urwirbel ist verschwunden, und der erste in der Reihe wird das dritte occipitale Segment, das aber viel kleiner ist als im vorhergehenden Stadium. Alle Urwirbel haben schon beträchtlich entwickelte

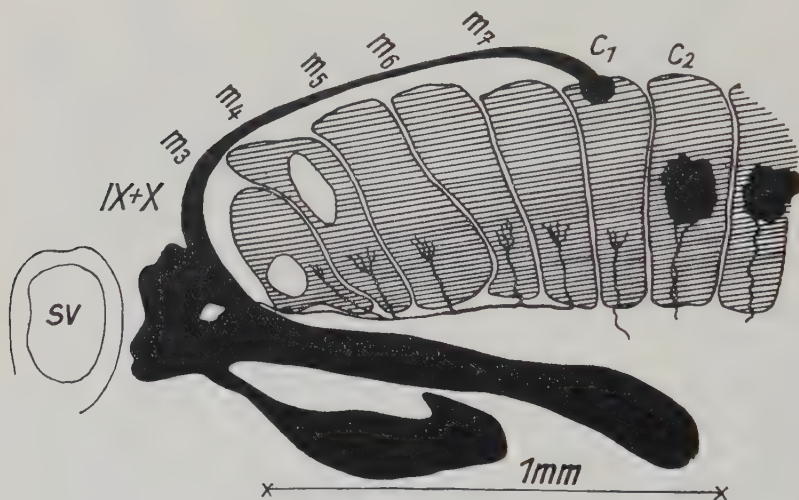


Abb. 5. Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch einen Keim von *Fulica atra* bei einem 7 mm langen Embryo

Muskelfasern. Dieses Stadium würde beiläufig einem 108 Stunden alten Entenembryo entsprechen, der von de Beer und Barrington untersucht worden ist. Auch hier ist schon der *m* 2 verschwunden, und die Reihe der Urwirbel beginnt mit dem dritten metotischen Ursegment.



Demgegenüber hat Frankenberger festgestellt, daß sich bei einem 6,7 mm langen Embryo des *Phalacrocorax carbo* noch ein unbedeutender Überrest des occipitalen Ursegments erhalten hat, und das in dem Ausmaße, wie wir es bei *Fulica* im vorhergehenden (5 mm) Stadium vorgefunden haben.

Embryo von 8 mm Länge (Abb. 6): Was die Anzahl der erhaltenen metotischen Urwirbel betrifft, sind hier die Verhältnisse dieselben wie im vergangenen Stadium. Zwischen die einzelnen spinalen Ganglien schieben sich schon die prochondralen Anlagen der Occipitalbögen ein, die auf den Abbildungen nicht eingezeichnet sind. Bei *Phalacrocorax carbo* hat Frankenberger festgestellt, daß die unbedeutenden Überreste des *m* 2 noch beim 9,5 mm langen Embryo sichtbar sind.

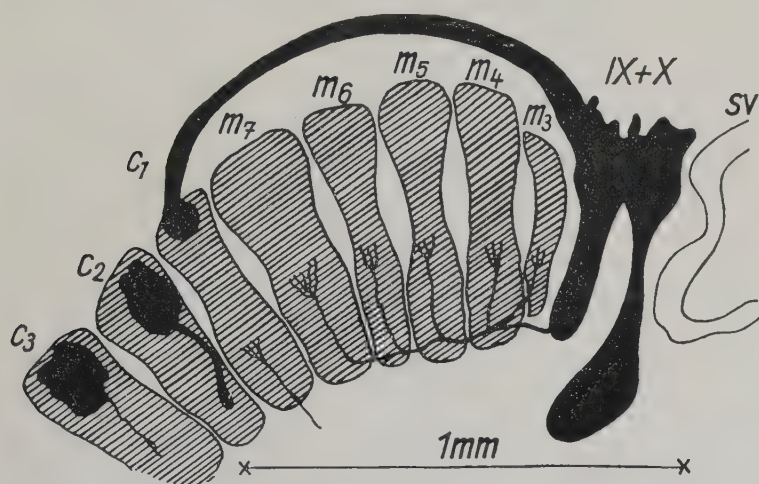


Abb. 6. Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch einen Keim von *Fulica atra* bei einem 8 mm langen Embryo

### *Larus ridibundus* L.

Bei dieser und der folgenden Art werden wir uns vor allem mit der ontogenetischen (und phylogenetischen) Reduktion der metotischen Ursegmente befassen.

Wie vorher erwähnt, ist die Entwicklung der metotischen Urwirbel bei der Möwe schon von Rex gründlich bearbeitet worden, und was die Beschreibung der einzelnen Stadien betrifft, bleibt nur wenig dazu zu ergänzen übrig. Ich stimme aber nicht mit ihm überein, was die Interpretation der festgestellten Somiten anbelangt.

Bei dem frühesten Embryo, von dem Rex die sagittalen Serien verfertigt hat, waren zwei Urwirbel entwickelt. Er hat beobachtet, daß das Kopfmesoderm kranial vom ersten Somiten ersichtlich in zwei Abteilungen geteilt ist: in eine kurze kaudale, bedeutend verdichtete, die mit dem rostralen Ende der Anlage des ersten Somiten zusammenhängt und eine größere kraniale („proximale“) Abteilung, die von einem dünn angelegten Zellmaterial gebildet wird. Der gegenseitige Übergang beider Teile ist unauffällig, es besteht zwischen ihnen keinerlei scharfe Grenze. In der kaudalen Abteilung kann man beobachten, daß die Zellen die Tendenz haben, sich nach Art eines Epithels anzugliedern. Eine genaue Abgrenzung gegen das Vorderende des ersten Somiten zu ziehen, ist sehr schwierig. Diese mehr kaudale Region hat den Charakter einer doppelten Epithellamelle. In kaudaler Richtung grenzt sich der erste Somit vom Vorderende des zweiten Urwirbels scharf ab.

Ähnliche Verhältnisse haben wir an den sagittalen Schnitten unseres Embryos RM mit der Anlage von vier Urwirbeln (Abb. 7)

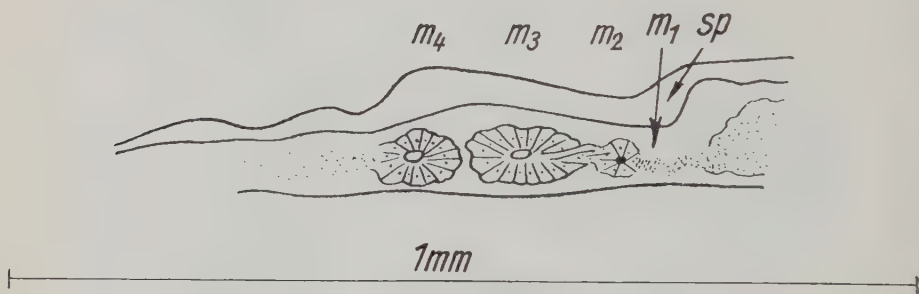


Abb. 7. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo von *Larus ridibundus* (RM) mit 4 Urwirbeln (schematisch)

beobachtet. Die erste sichtbare Somitenanlage (unser  $m_2$ ) ist klein, viel kleiner als der folgende Urwirbel; er weist ein kleines Myocoel auf. Seine Rostralwand ist nicht abgeschlossen, sondern geht in ein unsegmentiertes Kopfmesenchym über, dessen aborale Region dann auch Anzeichen von epithelial angeordneten Zellen aufweist. Der einzige Unterschied gegenüber dem Befund von Rex ist, daß das erste kraniale Segment (unser  $m_2$ , sein  $uw_1$ ) nicht einmal kaudal scharf abgegrenzt ist. Es ist mit dem zweiten, gut entwickelten Urwirbel verbunden, der eine bedeutende Größe erreicht hat.

Auch bei dem Embryo mit 5 Urwirbeln findet Rex, daß in der aboralen Region des unsegmentierten Mesoderms die Zellen Anzeichen von epithelialer Anordnung aufweisen. Außerdem verlängert sich sein erster Somit auffallend nach vorn; in seinen Seitenpartien greift das — auffallend in die Länge gezogene — Myocoel mit seinen Falten weit kranialwärts ein (Abb. 8). Trotzdem ist dieser sein erster

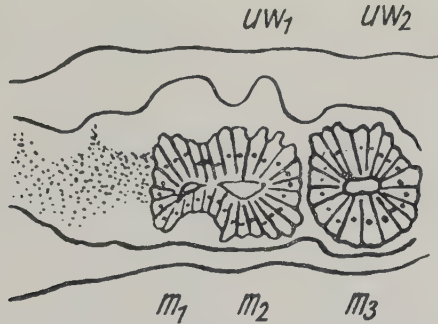


Abb. 8. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 5 Urwirbeln nach Rex (schematisch). *uw 1*, *uw 2* bezeichnet nach Rex, *m 1*, *m 2*, *m 3* bezeichnet nach unserer Interpretation

Urwirbel, scharf vom unsegmentierten Kopfmesenchym abgegrenzt, das in seinen proximalen Partien Anzeichen von epithelialer Anordnung aufweist. Ich reproduziere hier die Abbildung 7 (Fig. 7, unsere Abb. 8) von Rex einesteils deshalb, weil die proximale Abteilung seines *uw 1* bis allzu ersichtlich an den rudimentären Urwirbel erinnert, einesteils deswegen, weil die Verhältnisse hier ähnlich sind wie bei einem unserer Keime (RI, Abb. 9).

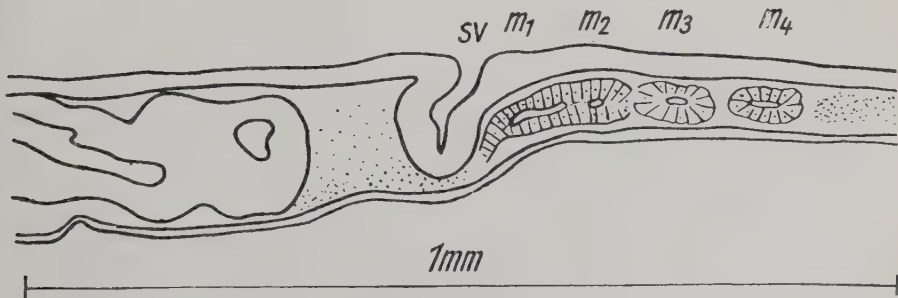


Abb. 9. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 4 Urwirbeln (RI)

An dem Sagittalschnitt unseres Keimes RI bemerken wir, daß (unserer Interpretation nach) 4 Urwirbel entwickelt sind; der fünfte ist im Entstehen. Die Ohrgrube hat schon eine bedeutende Tiefe erreicht. Der erste kraniale Somit ist in kranialer Richtung nicht scharf abgegrenzt, sondern geht in seiner ventralen und dorsalen Region in zwei Stränge epithelialer Zellen (ventrale und dorsale) über, die voneinander durch eine lange, verhältnismäßig breite Spalte abgeteilt sind. Knapp unter der Ohrgrube verbinden sich beide Reihen und gehen dann in das undifferenzierte Kopfmesenchym über. Hier sind die Verhältnisse auch ähnlich, wie Rex festgestellt hat.

Ähnlicherweise beobachtet Rex bei den Keimen mit 6 Urwirbeln vor dem vorderen deutlich entwickelten Urwirbel sehr auffallend angeordnete Zellen epithelialen Charakters (Abb. 10, 11, bei Rex Fig. 10, 13), die in ihren Zentralpartien mit jenem kranialen

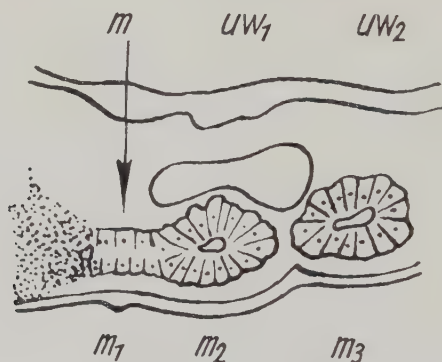


Abb. 10

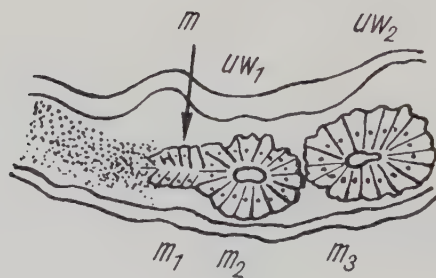


Abb. 11

Abb. 10. 11. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 6 Urwirbeln nach Rex



Somiten zusammenhängen, sich aber an ihren Seiten von ihm abtrennen. In diesem auffallenden Abtrennen sieht Rex „eine Regulierung des sagittalen Urwirbeldurchmessers durch Abschnürung überschüssigen Materials“. Ich komme noch zu dieser seiner Erklärung zurück.

Bei Keimen mit 7 bis 8 Urwirbeln entwickelt sich nach Rex vor dem am weitesten kranial gelegenen Urwirbel „ein epithelialer Vorbau“ (seine Fig. 21, unsere Abb. 12). Sein Epithel ist niedriger

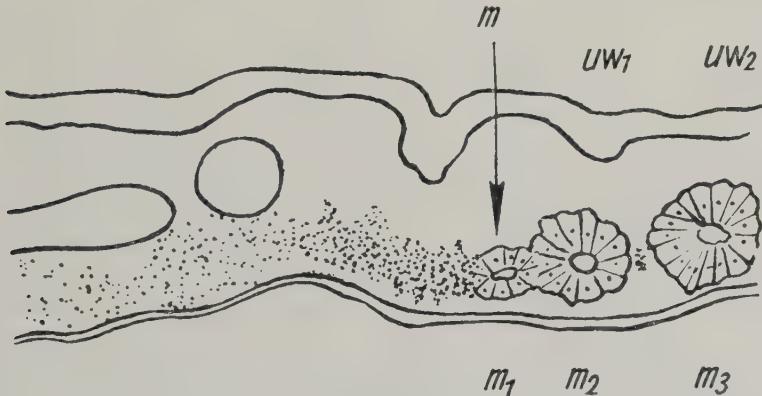


Abb. 12. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 7 Urwirbeln nach Rex

als die Zellen des Urwirbels. Das vordere Ende der ventralen („unteren“) Wand des Urwirbels setzt sich unmittelbar in derselben Wand des „epithelialen Vorbaus“ fort, die dorsale („obere“) Wand hängt mit der dorsalen Reihe seiner Zellen zusammen. Der „epitheliale Vorbau“ ist dem unsegmentierten rostralen Mesoderm gegenüber deutlich abgegrenzt; zusammen mit dem ersten Urwirbel schließt es eine geräumige in die Länge gezogene Höhle ab. An manchem Schnitt kann man bemerken, daß einige Zellen, die diese Höhle abgrenzen, derart angeordnet und gestaltet sind, daß sie einen provisorischen Abschluß des Vorderendes des Urwirbels bilden, wodurch der Eindruck entsteht, als ob jener „Vorbau“ ein eigenes Myocoel besäße (unsere Abb. 12, Fig. 21 von Rex). In Wirklichkeit aber kommunizieren beide Höhlen miteinander. Nach Rex hat die Vorderwand des kranialen Urwirbels nicht einmal in diesem Stadium noch ihre Morphogenese beendet. Sie ist stets im

Stadium der „Abschnürung“ und der Regulierung der kranio-kaudalen Länge begriffen.

Bei den etwas älteren Keimen hat Rex wenigstens auf der einen Seite die vollkommene Ablösung des ersten kranialen Urwirbels vom unsegmentierten Kopfmesenchym beobachtet: Die Abschnürung und Regulierung der kraniokaudalen Länge sind also beendet.

An dieser Stelle erscheint es auch notwendig, Voelkers Befunde in Augenschein zu nehmen. Dieser Autor macht darauf aufmerksam, daß bei einem Embryo mit 7 Urwirbeln (genauso, wie bei den Keimen mit 10 Urwirbeln) der kraniale Somit (sein *1 p*) nicht vollkommen durch die epitheliale Wand, wie im weiteren Somiten abgeschlossen ist, sondern daß ihm die Lamelle rostroventral („proximo-ventral“) fehlt, so daß der Somit hier mit dem unsegmentierten Kopfmesenchym zusammenhängt. Erst beim Embryo mit 5 Urwirbeln hat er an den Querschnitten festgestellt, daß diese Wand dem ersten Somiten nicht fehlt. Wenn sich dann aus der Dorsalwand und den anliegenden Kanten des Urwirbels das Myotom bildet, bedingt die Tatsache, daß diese Wand fehlt, das Vorspringen seiner Muskellamelle in den rostro-ventralen Teil in das benachbarte Mesenchym.

Nach unseren Befunden ist bei den Keimen der Möwe mit 8 (nach Rex mit 7) Urwirbeln (RC, Abb. 13) am kräftigsten der erste normal entwickelte Urwirbel (*m 3*, nach Rex wäre es *uw 2*) entwickelt. Er ist durch eine epitheliale Bindung mit dem am weitesten kranial gelegenen, niedrigeren Urwirbel (*m 2*) verbunden. Diese beiden Somiten haben ein deutlich entwickeltes Myocoel. Die Vorderwand des kranialen Urwirbels geht ohne Unterbrechung rostral in einen doppelschichtigen epithelialen Aufbau im ganzen über, so daß die Dorsalwand des rostralen Urwirbels in eine dorsale Zellenreihe, die Ventralwand in eine ventrale übergeht. Der so entstandene Aufbau

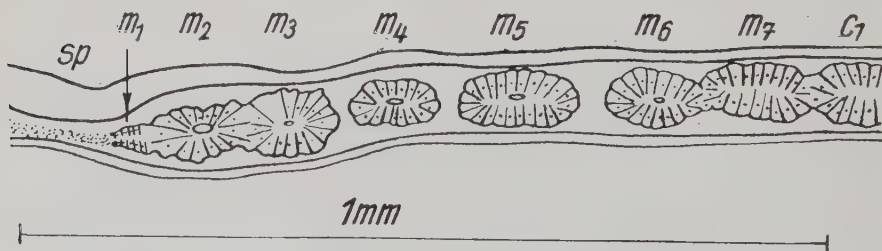


Abb. 13. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 8 Urwirbeln (RC)

erreicht eine Länge von kaum der Hälfte des Urwirbels, wird in rostraler Richtung niedriger und geht endlich, im ganzen ohne jede scharfe Abgrenzung, in das verdichtete unsegmentierte Kopfmesenchym über. Die Höhle ist in dieser Formation unbemerkbar. Auffallend ist, das es kranialwärts von  $m\ 3$  zu einer Erniedrigung der Urwirbelreihe kommt.  $M\ 2$  ist viel niedriger, er verliert sichtlich an Morphogenesistufe und Differentiation. In kranialer Richtung hin akzentuiert sich diese Reduktion noch mehr, mathematisch ausgedrückt könnte man sagen, daß sie von  $m\ 3$  in rostraler Richtung hin quadratisch zunimmt, wenn man das Verhältnis  $m\ 1:m\ 2$  und  $m\ 1:m\ 3$  und das Verhältnis  $m\ 2:m\ 3$  verfolgt.

Im großen ganzen kann man ähnliche Verhältnisse bei unseren Keimen RA mit 9 Urwirbeln (Abb. 14) beobachten. Auch hier ist  $m\ 3$  (bei Rex *uw\ 2*, bei Voelker *2\ p*) verhältnismäßig kräftig entwickelt. Die Verbindung mit  $m\ 2$  ist hier nicht so solid wie im vorhergehenden Stadium. Sowohl  $m\ 2$  wie auch  $m\ 3$  haben ein merklich

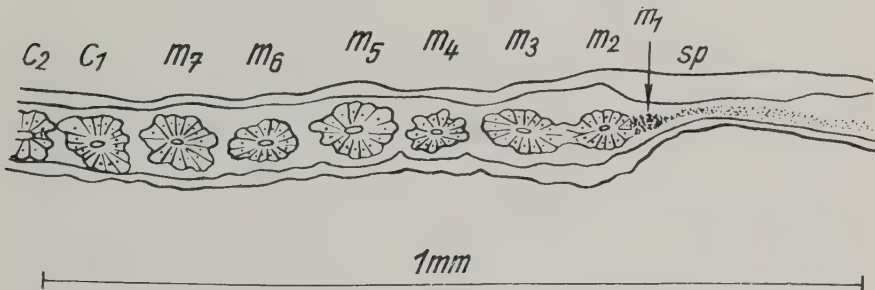


Abb. 14. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 9 Urwirbeln (RA)

entwickeltes Myocoel. Der kraniale Urwirbel geht wieder rostralwärts in ein verdichtetes Mesenchym, dessen Zellen Anzeichen von epithelialer Anordnung in zwei Reihen bilden. Der epitheliale Charakter dieser Formation ist nicht so charakteristisch wie im vorhergehenden Stadium.

Bei dem Keim mit 14 bis 15 Urwirbeln von Rex — wie aus seiner Fig. 32 hervorgeht — hat sich sein erster, d. h. am weitesten kranial gelegener Urwirbel (unser  $m\ 2$ ) dadurch reduziert, daß er seine rostrale und epitheliale Wand verloren hat. Diese auffallende Reduktion interpretiert Rex keineswegs; er spricht nur von einem

„epithelialen Überrest“ des Urwirbels. Am auffallendsten ist sicherlich, daß von jenem rostralen Rudiment (Rexens „Vorbau“) keine einzige Spur mehr übrigbleibt.

Voelker führt an, daß sich sein erster postotischer Mesoblastsomit *1 p* (Rex *uw 1*, unser *m 2*) schon in seinen frühesten Embryonen, die er zur Verfügung hatte, nicht nur in seiner Größe, sondern auch in seiner Form von den übrigen Somiten unterscheidet. Seine Größe ist von allem Anfang an ungefähr in allen Ausmaßen um ein Drittel kleiner als bei dem Urwirbel *2 p*.

Diese Befunde stimmen in bedeutendem Maße mit den Verhältnissen überein, die wir bei unserem Keim RCA mit 14 Urwirbeln (Abb. 15) festgestellt haben, selbst wenn, was die Interpretation der

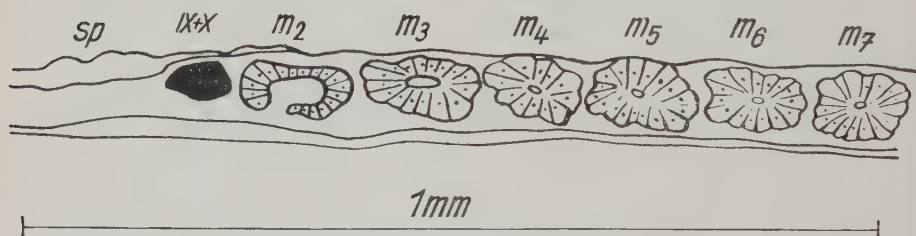


Abb. 15. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Wirbel bei einem Embryo mit 14 Urwirbeln (RCA)

Urwirbel anbelangt — wie wir sehen werden —, unsere Ansichten auseinandergehen. Selbst hier ist jener rudimentäre epitheliale Ausläufer, der in kranialer Richtung vom ersten metotischen Segment verläuft, verschwunden. Der am weitesten kranial gelegene Somit hat einen rudimentären Aufbau: seine Ventralwand ist defekt, das Epithel seiner Dorsalwand ist viel niedriger. Knapp vor diesem Rudiment treten die ersten Anlagen des Ganglion nervi glossopharyngici et vagi auf. In der Kaudalreihe der Somiten beobachten wir keine Veränderungen.

Bei einem der Keime mit 16 Urwirbeln beobachtet Rex schon überhaupt keinen epithelialen Überrest des ersten, ursprünglich am weitesten kranial gelegenen Urwirbels. Statt seiner bleibt nur ein dichtes Mesenchym kaudal von der Anlage des Ganglion nervi glossopharyngici übrig, das sich in aboraler Richtung an ein zweites Sklerotom anschließt, rostral aber in ein unsegmentiertes Mesenchym übergeht. Beim Embryo mit 17 Urwirbeln findet Rex wieder einen beiderseitigen epithelialen Überrest des ersten Somiten.



An den Sagittalschnitten eines Embryo mit 20 Somiten konstatiert Rex auch das Vorkommen eines epithelialen Überrestes seines ersten Urwirbels (unseres *m* 2). Seine Cutislamelle geht kranial unmittelbar in ein unsegmentiertes Mesenchym über. Bei Keimen mit 25 Segmenten findet Rex nicht einmal eine Spur von dem Sklerotom 1, er findet nur ein minimal entwickeltes Sklerotom 2.

Bei unserem Keim mit 27 Urwirbeln (RF, Abb. 16) bilden deutlich entwickelte Myotome mit bedeutend in die Länge gezogenen

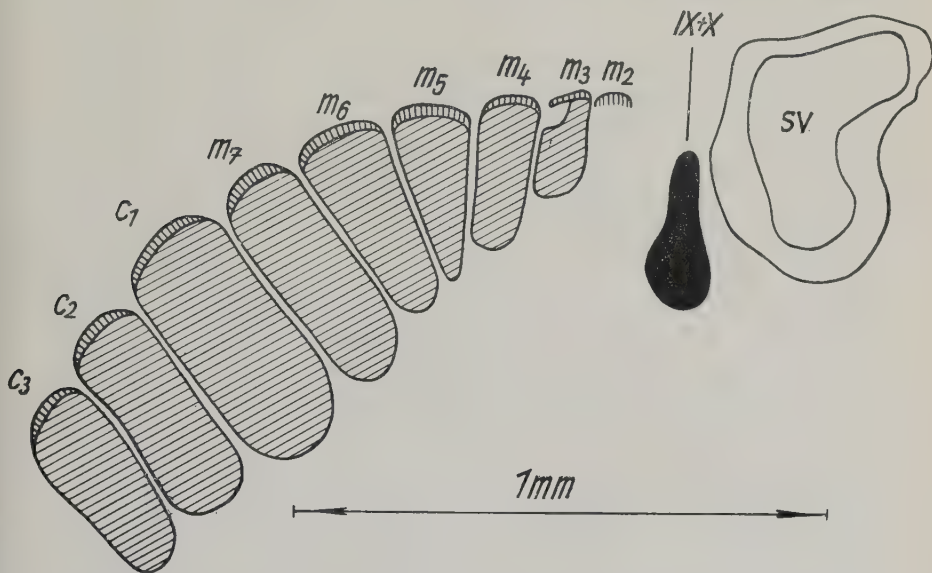


Abb. 16. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 27 Urwirbeln (RF)

Zellen den Hauptbestandteil des Somiten. Auf ihnen sitzt im Bogen gestaltet die Cutislamelle, die noch in bedeutendem Maße einen epithelialen Aufbau aufweist. In kranialer Richtung beobachten wir, daß der vorderste vollkommen entwickelte Urwirbel mit dem vollkommen entwickelten Myotom auffallend kleiner ist als die kaudal auf ihn folgenden Somiten. Rostralwärts von seiner Dorsalregion, d. h. von der Cutislamelle und teilweise auch vom Sklerotom, beobachten wir eine Zellanhäufung des verdichteten Mesenchyms, deren Zellen augenscheinlich noch die Tendenz besitzen, sich in eine epitheliale Bindung anzureihen. Diese Anhäufung tritt auffallend in dem dünnen undifferenzierten Mesenchym im Raume

zwischen der Anlage des Ganglion n. glossopharyngici et vagi und dem kranialen vollkommen entwickelten Somiten auf. Diese Anhäufung halte ich für den letzten Überrest des zweiten metotischen Urwirbels (folglich *uw 1* Rex; *1 p* Voelker ist hier durch unseren *m 3* dargestellt!), von welchem nur die Cutislamelle und vielleicht auch ein Teil des Sklerotoms, das in das Mesenchym übergeht, übriggeblieben ist, wogegen sich ein Myotom nicht mehr entwickelt.

Auch bei Embryonen mit 30 Urwirbeln hat Rex weit differenzierte Reste der ersten Hautmuskellamelle vorgefunden.

Voelker hingegen hat bei keinem seiner Keime mit 26, 31, 42, 44 und 46 und auch bei seinem 7,7 mm langen Keim Überreste, welcher Art auch immer, dieses Urwirbels weder beschrieben noch abgebildet; nur bei einem Embryo mit 35 und 40 Urwirbeln und bei einem 8,5 mm langen Keim veranschaulicht er eine Formation vor seinem *1 p*. Er bezeichnet sie als *1 pa* und hält sie für den abgetrennten Teil der Muskelzellen, die genetisch zu dem Myotom *1 p* gehören. Dieses Rudiment hat also einen anderen Aufbau als bei unserem Embryo mit 27 Urwirbeln, wo es sich anscheinend um eine angedeutete in ein Mesenchym zerfallende Struktur gehandelt hat. Eine Rekonstruktion von Voelkers obenerwähnten Stadien (26, 31, 42, 46 Somiten und einem 7,7 mm langen Embryo) entspricht im großen ganzen unserer Abbildung 16 bei einem Embryo mit 27 Urwirbeln, jedoch ohne jenen Überrest unseres *m 2*. Dabei beschreibt und bezeichnet Voelker stets unseren dritten metotischen Urwirbel *m 3* als *1 p*, d. h. als ersten postotischen Somiten, und bestreitet jede Reduktion von schon gebildeten Urwirbeln.

#### *Corvus frugilegus L.*

Embryo H'D (Abb. 17 und 18) ist das jüngste Stadium, das ich zur Verfügung habe. Die Anlagen der metotischen Somiten haben auf beiden Seiten ein verschiedenes Aussehen, wie aus den Abbildungen (Abb. 17 und 18) hervorgeht. Im ganzen sind 3 Somiten, *m 2*, *m 3* und *m 4* merklich entwickelt, kaudalwärts von ihnen ist soeben ein weiterer Somit in Bildung. Rostralwärts vom ersten bemerkbaren Urwirbel kann man am Sagittalschnittein Gebiet von auffallend verdichtetem Mesenchym bemerken, in welchem die Zellen noch immer in bedeutendem Maße eine typisch epitheliale Anordnung aufweisen (*m 1*). Diese Formation wird von zwei Zellreihen, der dorsalen und der ventralen, gebildet, die eine direkte Fortsetzung der dorsalen und ventralen Teile des folgenden kaudaleren Somiten

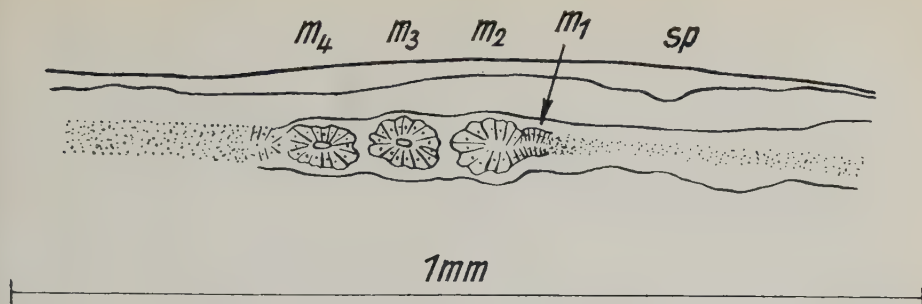


Abb. 17

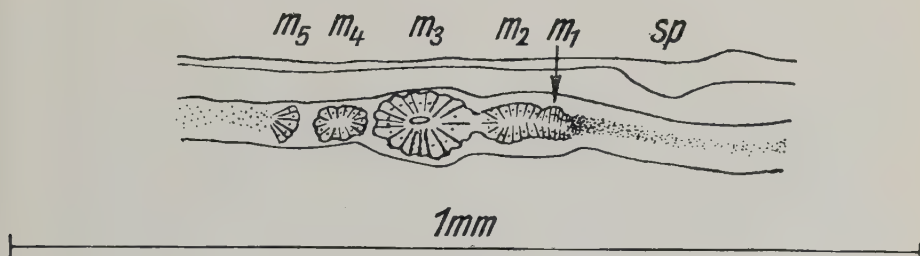


Abb. 18

Abb. 17, 18. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo von *Corvus frugilegus* (H'D) mit 3 Urwirbeln (schematisch)

bilden, so daß die Rostralseite dieses Somiten praktisch nicht abgeschlossen erscheint. Links ist diese Formation um ein Drittel kleiner als der zweite Urwirbel. In rostraler Richtung hängt sie mit dem verdichteten unsegmentierten Kopfmesenchym zusammen. Dieser Übergang findet knapp vor dem kaudalen Ende der Ohrplakode statt. Rechts beobachten wir, daß der dritte metotische Urwirbel mit einem merklichen Myocoel am kräftigsten entwickelt ist. Dieser Somit ist mit dem weiter kranial gelegenen *m* 2 durch eine epitheliale Bindung verbunden. Links erreicht der dritte metotische Somit keine so bedeutende Größe und ist merklich vom zweiten Somiten abgeteilt. Diese Befunde weisen auf eine bedeutende Variabilität in der frühen Entwicklung der metotischen Region hin.

Der Embryo HF (Abb. 19). Dieses Stadium weist 7 sehr ersichtliche und charakteristische Urwirbel auf. Wenn wir die Verhältnisse mit dem vorhergehenden Stadium vergleichen, entspricht das erste ersichtliche Segment dieses Stadiums dem zweiten Urwirbel des vorhergehenden Stadiums. Jenes Gebiet des verdichteten Mesen-

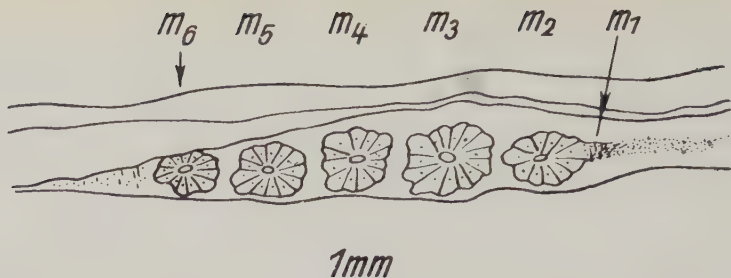


Abb. 19. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 7 Urwirbeln (HF)

chymys mit dem Anzeichen einer epithelialen Anordnung, die rostral mit unserem  $m\ 2$  zusammenhängt, können wir nur mehr als Knoten eines mesenchymalen Gewebes beobachten, der in derselben sagittalen Ebene mit dem Zentrum der kaudalen Urwirbel liegt. Der epitheliale Aufbau ist hier nur minimal ausgedrückt. Am besten ist wieder der zweite deutlich entwickelte Somite ausgebildet, unser  $m\ 3$ , der nicht mit dem benachbarten Somiten verbunden ist. Sowohl  $m\ 2$ , wie auch  $m\ 3$ , wie auch die übrigen entwickelten Somiten haben ein ersichtliches Myocoel.

Das Embryo H'X (Abb. 20): Dieses Stadium weist im ganzen 6 charakteristisch gebildete Urwirbel auf, jedoch der Bau des ersten vollkommen entwickelten Somiten ( $m\ 2$ ) nähert sich eher den Verhältnissen bei unserem ersten Stadium (H'D). Der erste merklich entwickelte Somite (der zweite der ganzen Reihe —  $m\ 2$ ) ist nämlich auffallend kleiner als die übrigen Somiten, hauptsächlich als der wiederum auffallend entwickelte Urwirbel, der kaudal an ihn grenzt. Der erste merklich entwickelte Somite setzt sich in rostraler Richtung in einem kurzen und schmalen Zellstreifen ( $m\ 1$ ) fort. In aboraler

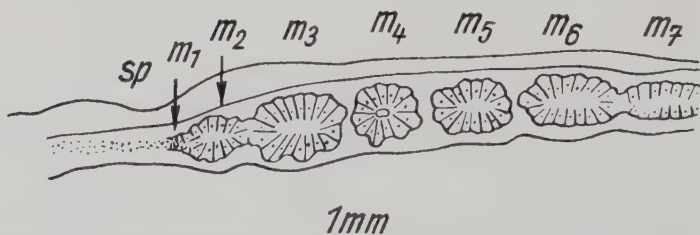


Abb. 20. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 6 Urwirbeln (H'X)



Region dieses Streifens weisen die Zellen eine regelmäßige Anordnung auf, während sie in rostraler Richtung diese Anordnung verlieren. Dieser Zellstreifen erscheint irgendwie auf die Seite der Achse, die durch das Zentrum der kaudaleren Somiten führt, hinausgeschoben. Das ist wahrscheinlich durch eine Ausdehnung und Vertiefung der Ohrplakode verursacht worden, denn dieser Zellstreifen liegt sozusagen direkt ventral vor ihr. Wenn wir diesen Streifen für einen rudimentären Somiten halten, können wir mit Recht schon von einem otischen und nicht mehr von einem metotischen Segment sprechen.

Embryo H'N (Abb. 21): Es handelt sich um einen Keim mit 13 bis 14 Urvirbeln. Die Gehörgrube hat sich dem vorhergehenden

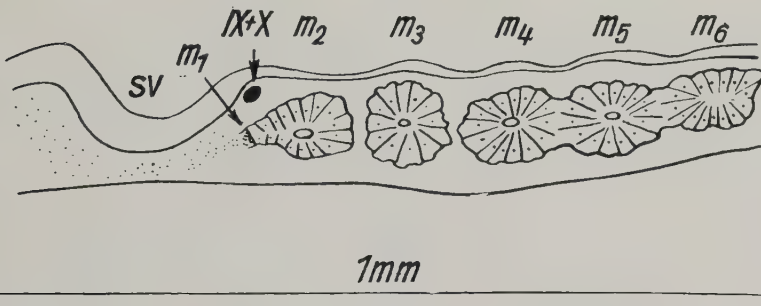


Abb. 21. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urvirbel bei einem Embryo mit 13 bis 14 Urvirbeln (H'N)

Stadium gegenüber bedeutend vertieft. Der erste deutlich entwickelte Urvirbel geht wieder in rostraler Richtung in einen kleinen Ausläufer über, der sich weiter rostralwärts in dem verdichteten Kopfmesenchym verliert. Das  $m_2$  ist wieder niedriger als der kaudalere Somit, hauptsächlich seine ventrale Wand ist bedeutend niedriger.

Embryo H'O (Abb. 22): Sieben Urvirbel sind entwickelt, der achte ist soeben in Bildung. Der erste ersichtlich entwickelte Somit,  $m_2$ , ist auffallend in seinen Ausmaßen in kraniokaudaler Richtung in die Länge gezogen und weist merklich zwei Myocoele auf, die miteinander nicht in Verbindung stehen. Die ganze Formation macht den Eindruck irgendeines verdoppelten Somiten; der rostrale Teil stellt das Rudiment des ersten metotischen Urvirbels vor. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß die beschriebenen Veränderungen An-

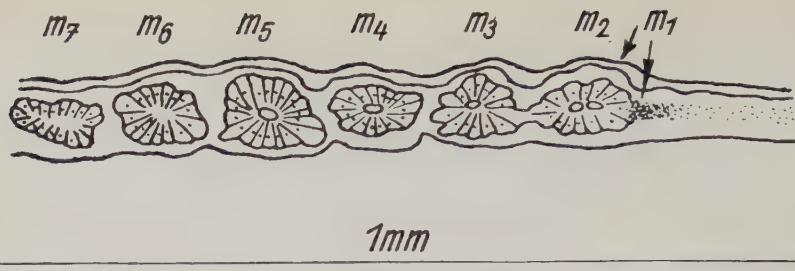


Abb. 22. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 7 Urwirbeln (H'O)

zeichen von Degeneration sind. Der erste ersichtlich entwickelte Somit hängt durch einen schmalen Epithelialstreifen mit dem zweiten Somiten *m 3* zusammen.

Embryo H'C (Abb. 23): Acht Urwirbel sind entwickelt, der neunte ist soeben in Bildung. Der erste deutlich entwickelte Urwirbel unterscheidet sich auffallend von den anderen Somiten. Sein Myocoel ist sehr geräumig, und seine Wand ist dünner als bei den anderen Somiten, von unregelmäßiger Dicke, die epitheliale Struktur ist bei weitem nicht so konsolidiert wie bei den kaudaleren Somiten. Die Rostralwand ist nur in der Region seines größten Umfanges im Zentrum gebildet, aber auch hier ist sie dünner als die übrigen Wände. An den Seiten geht diese Wand verloren, sie wird dünner und geht rostralwärts in ein verdichtetes Mesenchym über, an dem wir knapp bei dem kranialen Urwirbel nur ein Anzeichen von einer epithelialen Struktur beobachten. Dieser Streifen tritt wiederum knapp unter dem sich bildenden Hörbläschen auf (*sp*). Wenn wir

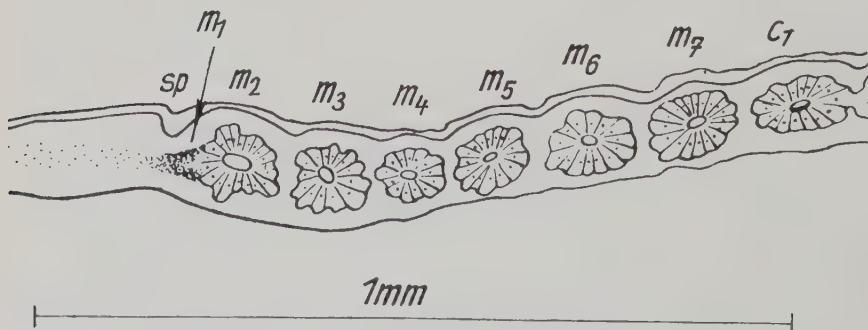


Abb. 23. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 8 Urwirbeln (H'C)

diesen Streifen von verdichtetem Mesenchym für den Überrest des Urwirbels halten, können wir wiederum von einem otischen Somiten sprechen.

Embryo H'V (Abb. 24): Hier handelt es sich schon um ein mehr fortgeschrittenes Stadium; 14 Urwirbel sind entwickelt, der 15. ist in Bildung. Die Ohrgrube hat eine bedeutende Tiefe erreicht. Der kraniale Urwirbel (*m* 2), der noch in den vergangenen Stadien ersichtlich war, ist bedeutend reduziert, er erreicht nur kaum die

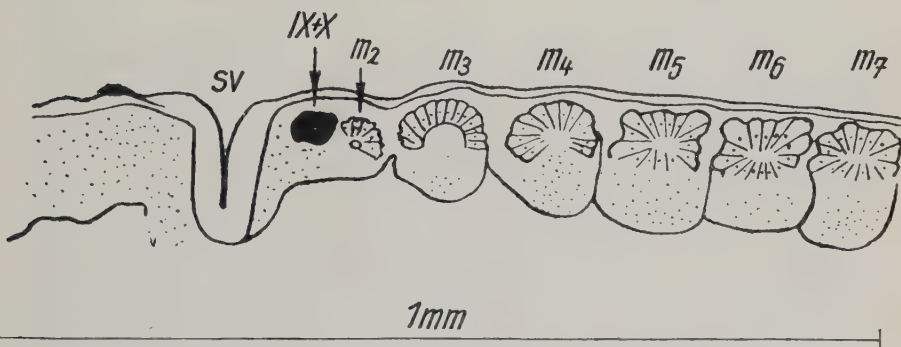


Abb. 24. Die Rekonstruktion einiger Sagittalschnitte durch die kranialen metotischen Urwirbel bei einem Embryo mit 14 Urwirbeln (H'V)

Hälfte der übrigen Somiten mehr. Wir finden ihn nur mehr auf 6 Schnitten, während wir die übrigen Urwirbel auf 14 bis 16 Schnitten finden. Davon finden wir kaum auf einem bis zwei Schnitten seine epitheliale Wand ganz vor, an den übrigen kann man nur mehr seine rudimentären Überreste beobachten, die nur von der dorsalen und kaudalen epithelialen Wand gebildet werden. Die übrigen Urwirbel hingegen haben sich auffallend ausgedehnt, ihre scharf abgegrenzten Myotome haben sich gebildet, während ihre Sklerotome nicht mehr, wie in den vergangenen Stadien, ihre typisch epitheliale Kohäsion aufweisen. Auch die Dorsalwand des zweiten deutlich entwickelten Urwirbels *m* 3 ist niedriger als bei den kaudaleren Somiten. Nach jenem Element rostral von *m* 2 ist keine Spur mehr übriggeblieben, es wäre, des sich ausdehnenden Ganglion nervi glossopharyngici wegen, nicht einmal mehr Raum dafür übrig.

Das Problem, in welcher Folge sich die postotischen Somiten entwickeln, ist nicht das Hauptproblem dieser Arbeit, denn davon sagt mehr das Experiment. Trotzdem scheint es — soweit uns die

geringe Menge von Material dieses Urteil erlaubt —, daß der erste rudimentäre Somit, unser *m* 1, das Maximum seiner Entwicklung erst im Stadium mit 6 bis 8 Urwirbeln erreicht. Das stimmt mit den Befunden überein, zu denen auf Grund ihrer Versuche Hinsch und Hamilton (1956) gelangt sind, daß sich beim Huhn bei einem Stadium mit 6 Somiten noch ein rudimentärer Urwirbel vor dem ersten unkompletten Somiten bilden kann. Diese Struktur ist ihnen zufolge sporadisch und transitorisch. Das stimmt mit den Befunden von Platt, Jager, de Beer und Barrington und Frankenberg überein.

Eine weitere Grundfrage besteht darin, ob und wieviele kraniale Somiten im Laufe der früheren Stadien der Morphogenese verschwinden.

Jager, wie erwähnt, hat als erster erklärt, daß sich der erste metotische Somit beim Huhn rudimentär entwickelt.

De Beer und Barrington (1934) halten den ersten metotischen Somiten für eine reduzierte, transitorische Struktur, die man bei den Keimen von *Anas* zwischen dem Stadium mit 7 bis 10 Somiten beobachten kann. Der erste metotische Somit wird, diesen Autoren gemäß, durch eine Schichte von in die Länge gezogenen Zellen gebildet, die radial angeordnet sind und eine kleine zentrale Höhle umgeben. Er ist weder vom rostralen unsegmentierten Mesoderm abgeteilt noch von dem kaudal auf ihn folgenden Somiten; er läßt sich aber merklich von diesen beiden Strukturen unterscheiden. Bei dem Embryo mit 7 Somiten sind seine Beziehungen ähnlich, er ist jedoch irgendwie besser entwickelt. Bei dem Stadium mit 14 Somiten hat sie diese Formation nicht mehr vorgefunden oder nur eine unmerkliche Spur davon. Der Urwirbel, der nunmehr am weitesten kranial hinter der Ohrplakode erscheint, entspricht ihnen zufolge dem zweiten metotischen Somiten des vorhergehenden Stadiums (mit 10 Somiten). Beim Stadium mit 18 Urwirbeln stellen sie fest, daß sich dieser zweite metotische Somit relativ kaudal dem Hörbläschen gegenüber verschoben hat und ein entwickeltes Dermatome und Myotome besitzt. Vorn hängt er mit dem sogenannten unsegmentierten Mesoderm zusammen. In den folgenden Stadien (23, 27 Urwirbel und weitere) unterliegt auch dieser zweite metotische Somit einer Reduktion. Bei einem Stadium mit 23 und 24 Somiten persistiert nur die Rückwand der Somiten mit Muskelfasern. Bei einem Stadium mit 27 Urwirbeln ist der zweite metotische Somit vollkommen verschwunden.



Die Schlußfolgerungen, zu denen Hinsch und Hamilton auf experimentellem Wege gelangt sind, haben wir schon erwähnt.

Auch Frankenberger (1940) findet bei der Art *Phalacrocorax carbo* beim Embryo mit 12 Urwirbeln hinter der Hörpakode einen rudimentären metotischen Somiten. Ihm folgt ein zweiter, auch kleiner, besser entwickelter Urwirbel, jedoch noch viel kleiner als die kaudaleren Somiten. Bei *Phalacrocorax carbo* aber erhält sich dieser zweite Somit verhältnismäßig lang in der Ontogenese, seinen unscheinbaren Überrest findet der Autor noch beim 6,7 mm und 9,5 mm langen Embryo vor. Dieser Urwirbel erhält sich also viel länger als bei *Anas*.

Bei der Art *Fulica atra* beim Keim mit 10 Urwirbeln haben wir knapp hinter der Ohrplakode und einigermaßen lateral eine Gruppe von Zellen gefunden, die wir für den rudimentären ersten metotischen Urwirbel halten. Es ist also ein ähnlicher Befund, wie ihn de Beer und Barrington bei *Anas* und Frankenberger bei *Phalacrocorax* festgestellt haben. Beim Embryo mit 15 Urwirbeln ist bei *Fulica* von dem rudimentären metotischen Somiten keine Spur mehr übriggeblieben. Als erster in der Reihe tritt der ursprünglich zweite metotische Urwirbel auf, der aber schon bedeutend rudimentär ist. Seine noch fortgeschrittenere Reduktion konnte man beim Embryo mit 21 Urwirbeln und bei Keimen von 5 mm Länge beobachten. Er ist ohne jede Spur bei Embryonen von 7 und 8 mm Länge verschwunden, wo auch der dritte metotische Somit bedeutend reduziert ist.

Voelker behauptet: „Bei dem Embryo der Möwe findet keine ontogenetische beweisbare Reduktion der schon angelegten Myotome und Mesoblastsomiten bis zum ältesten durchforschten Embryo statt.“ Jedoch auch dieser Autor hat festgestellt, daß bei den Keimen der Möwe mit 7 bis 10 Urwirbeln der erste Somit nicht vollkommen durch eine epitheliale Wand abgeschlossen ist, aber, daß ihm diese Lamelle rostroventral fehlt. Wenn sich dann aus der Dorsalwand und den anliegenden Kanten des Urwirbels ein Myotom entwickelt, bedingt dann die Tatsache, daß diese Lamelle fehlt, das Hervorstehen seiner Muskellamelle im rostroventralen Teil des benachbarten Mesenchyms. Es handelt sich scheinbar um nichts anderes als um eine Formation, die später die Autoren für den rudimentären ersten metotischen Urwirbel halten, der früh im Laufe der Ontogenese verschwindet. Eine andere — etwas dynamischere — Erklärung hatte für diese Formation Rex: er behauptet,

es handle sich um „eine Regulierung des sagittalen Urwirbeldurchmessers durch Abschnürung überschüssigen Materials“. Ihm zufolge scheint es, als wäre nicht genügend Energie vorhanden, den festgelegten Aufbauplan zu beenden, und als ob sich diese Energie schon durch Beschaffung des Baumaterials erschöpft hätte. Bei einem der Keime mit 6 Urwirbeln jedoch stellt auch Rex in der am weitesten kaudal gelegenen Region des unsegmentierten Mesoderms eine Formation fest, die ihrem Aufbau gemäß an einen Miniatururwirbel erinnert. Er setzt voraus, daß sich dieses Element aus überflüssigem Material entwickelt hat, das übriggeblieben ist, also sich der erste Urwirbel „abgeschnürt“ hat und seine richtige kraniokaudale Länge angenommen hat. Und nun stellt auch Rex sich die Frage: „Können wir etwa diese Gebilde als einem Urwirbel gleichwertig bezeichnen?“ Er beantwortet aber diese Frage verneinend. Er hält an seiner Theorie fest, daß es sich um überschüssiges Material handelt, das nach der definitiven Gestaltung des ganzen Urwirbels nicht genügt. Er sagt, wir können nicht erwarten, daß die Entwicklungsvorgänge in der Region des paramedullaren Mesoderms, die zur Entwicklung der charakteristischen Urwirbel führen, gerade dort stehen bleiben, wo später die Vordergrenze des ersten Urwirbels erscheint. „Eine solche tiefgreifende Bewegung wird vielmehr noch über die Grenze des zu bildenden Mesodermabschnittes hinausgreifen und erst weiter vorn abklingen.“ Und so bleibt, Rexens Erklärung zufolge, vor dem ersten Urwirbel das nach der Abschnürung des ersten Ursegments übriggebliebene überschüssige Material liegen, das in der Form jenes seines Vorbaus erscheint, d. h. jener aus Zellen bestehenden Formation, die eine Tendenz zu epithelialer Anordnung besitzen, wie wir sie bei unseren zahlreichen Studien beobachtet haben.

Es besteht aber keinerlei Zweifel, daß diese Zellformation unmittelbar hinter dem Hörbläschen ein rudimentärer Urwirbel ist. Die metotische Gegend ist eine Region, die vom Standpunkt der phylogenetischen Entwicklung aus bedeutend exponiert ist. Sie stellt uns jene in der Literatur so viel durchdiskutierte Grenze zwischen dem Kopf des Embryos und seinem Rumpf dar. Vom morphologischen Standpunkt der Evolution aus ist diese Grenze keineswegs stabil, aber beweglich. Das bezeugt die phylogenetische Entwicklung Fürbringers (1897) protometamerischen und auximetamerischen Neokraniums. Die Richtung und Folge dieser Ent-

wicklung ist noch nicht einmal bei den *Sauropsida* vollendet, der Lauf der Entwicklung ist im Fortschreiten begriffen, und so verschiebt sich die Grenze des Schädels immer mehr kaudalwärts und immer weitere Urwirbel werden in seinen Bau eingeschlossen. Und hierin besteht der hauptsächliche Unterschied zwischen unserer Erklärung und der Erklärung von Rex und Voelker. Diese Autoren haben die Entwicklung der metotischen Gegend nicht vom Gesichtspunkt dieser phylogenetischen Bewegung aus, nicht vom Standpunkt der evolutionären Morphologie aus beurteilt, obgleich Rex schon nahe bei dieser Lösung war. Davon, daß der Aufbau der metotischen Gegend im phylogenetischen Sinne nicht beendet ist, bezeugt nämlich die bedeutende Variabilität im Aufbau der Urwirbel dieser Gegend, welche Rex in seiner Arbeit erwähnt und die aus dem beschreibenden Teil unserer Arbeit hervorgeht. Die Variabilität im Laufe der ontogenetischen Entwicklung legt hier Zeugenschaft davon ab, daß die phylogenetische Entwicklung nicht beendet ist. Das ist im großen ganzen eine allgemeine Erscheinung; wir haben schon auf sie in den Arbeiten über die Entwicklung der karpalen Region bei Vögeln (Slabý 1947, 1952, 1953, 1955), Jacobsons Organ bei Vögeln (Slabý 1955) hingewiesen, wo diese Variabilität Zeugenschaft vom phylogenetischen Regreß ablegt. Vor dem ersten entwickelten kranialen Urwirbel erscheint also bei den Vögeln ein entweder beinahe vollkommener oder nur durch Anzeichen gebildeter rudimentärer Urwirbel. Diese Variabilität legt Zeugenschaft von der Entwicklungsbewegung der metotischen Gegend ab.

Wir können natürlich auch nicht behaupten, daß jener Überrest des Urwirbels, der bei rezenten (wenigstens bisher durchforschten) Vögeln in Regression steht, der erste am weitesten kranial exponierte Somit ist; es ist möglich und sehr wahrscheinlich, daß es im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Vögel schon hier zum Regreß und zum Verschwinden eines oder mehrerer Somiten gekommen ist.

Unseren Befunden nach kann auch kein Zweifel vom Verschwinden des zweiten metotischen Urwirbels im Laufe der Ontogenese bestehen. Diese Reduktion hat schon Rex beobachtet, später de Beer und Barrington, Frankenberger und Hinsch und Hamilton. Diesen Autoren gemäß ist dies gleichzeitig der Somit, der sich überhaupt als erster entwickelt hat. Zu dieser Reduktion kommt es beim *Larus ridibundus*, ähnlich wie bei anderen bisher erforschten Vögeln, auch wenn der Zeitpunkt des vollkommenen

Verschwindens des zweiten metotischen Urwirbels weder bei verschiedenen Arten noch bei derselben Art der gleiche ist. Es besteht kein Zweifel, daß auch bei der Möwe, bei älteren Stadien, der unscheinbare Überrest des ursprünglich zweiten metotischen Urwirbels vollkommen verschwindet. Es kommt hier wieder zu bedeutender Variabilität, die wieder darauf hinweist, daß die metotische Gegend nicht am Ende ihrer Entwicklung steht. Man kann also mit Voelker nicht übereinstimmen, daß es nicht zu einer Reduktion der schon angelegten Urwirbel kommt.

Voelker hat also den nach unserer Konzeption zweiten metotischen Urwirbel ( $m\ 2$ ) als seinen ersten Mesoblastsomiten gehalten ( $1\ p$ ). Er erwähnt aber, daß sich dieser Somit schon in den jüngsten Stadien nicht nur seiner Größe nach, aber auch in seiner Form von den übrigen Urwirbeln unterscheidet. Seine Größe ist, ihm zufolge, in allen Ausmaßen ungefähr um ein Drittel kleiner als die Größe des folgenden Somiten  $2\ p$  (unseres  $m\ 3$ ). Es wurde bereits erwähnt, daß Voelker festgestellt hat, daß schon bei Embryonen mit 7 und 10 Mesoblastsomiten die Proximalwand seines ersten kranialen Urwirbels ( $1\ p$ ) nicht entwickelt ist, und dies hat das Eindringen der Muskellamelle in das benachbarte Mesenchym zur Folge (wir halten die so entstandene Formation als den rudimentären Urwirbel —  $m\ 1$ ). Weiter beobachtet Voelker, daß bei Embryonen mit 28 Urwirbeln „sich der größere oder kleinere Teil der Muskelfasern vom proximalwärts hervorstehenden Ende der Muskellamelle des Myotoms  $1\ p$  zuerst durch eine seichte Rinne abzuteilen beginnt.“ Unseren Befunden nach ist jedoch dieser Urwirbel (unser  $m\ 2$ ) schon beinahe reduziert. Nach Voelker kommt es später entweder zu einem vollkommenen oder nur teilweisen Abteilen der Gruppe der Muskelfasern vom Myotom  $p\ 1$ : „Diese abgetrennte Zellgruppe wächst auch mit dem Wuchs der Myotome und nimmt sogar im Querschnitt eine vollkommen imitierende Gestalt der Myotomform an.“ Es handelt sich um den Überrest des zweiten metotischen Urwirbels. Davon, daß er als erster im Laufe der Morphogenese verschwunden ist, äußert sich der Autor nicht, so daß Voelkers  $1\ p$  in diesen Stadien, unseren Befunden nach, erst dem dritten metotischen Urwirbel —  $m\ 3$  — entspricht. Dieser Autor äußert sich von der bedeutenden Variabilität jener abgetrennten Gruppe. Er hat sie nur bei einigen Embryonen beobachtet (bildet sie bei den Keimen mit 35 und 40 Urwirbeln und bei den Keimen von 8,5 mm Länge ab). Er hält sie aber nicht für ein rudimentäres Äquivalent



des Urwirbels und hält an seinem Standpunkt fest, daß es zu keiner Reduktion der schon angelegten Urwirbel kommt. Unseren Schlußfolgerungen nach entspricht jedoch jene hervorstehende Lamelle bei den jüngsten Stadien dem ersten sich reduzierenden metotischen Urwirbel, bei Stadien von 14 Urwirbeln dann dem sich reduzierenden zweiten metotischen Urwirbel.

Als Beweis des segmentalen Ursprungs des occipitalen Teils des Urschädels bei Wirbeltieren hat uns vor allem die Tatsache gedient, daß sich in dieser Gegend im Laufe der Ontogenese eine größere oder kleinere Anzahl mehr oder weniger rudimentärer Urwirbel entwickelt. Ein anderer derartiger Beweis der ursprünglich metamerischen Anordnung dieser Gegend ist das Vorkommen der Kranialrippen, die mit den lateralen Dorsalrippen homolog sind, die sich an die neuralen Wirbelbögen anschließen, die den inkorporierten Occipitalwirbeln angehören. Den am weitesten kaudal orientierten von diesen neuralen Bögen — der an den Atlas grenzt — nennt man Occipitalbogen und die auf ihn kranialwärts folgenden, weiteren neuralen Bögen, die zu den inkorporierten Wirbeln gehören, Praeoccipitalwirbel. Diese Bögen, die in dem occipitalen Teil des Schädels enthalten sind, variieren — was ihre Anzahl, ihre Größe und ihre Unterscheidbarkeit anbelangt — bei den verschiedenen Gruppen der Wirbeltiere im Laufe der Ontogenese. So z. B. existiert bei den *Anura* kein Occipitalbogen, bei den *Urodelen* ist einer vorhanden, bei *Lacerta* drei und dgl. An die Occipitalbögen schließen sich weiter rostralwärts weitere neurale Bögen an, die den weiteren Wirbeln angehören.

Es ist bereits erwähnt worden, daß es sich um den neuralen Wirbelbögen homologe Formationen handelt. Und genauso wie zu den neuralen Bögen bei den höheren Wirbeltieren — schon von dem Haifisch angefangen — und zu der Dorsalmuskulatur die Dorsalrippen in Beziehung stehen, so schließen sich auch an diese Occipitalbögen die Rippenanlagen an, die jedoch nur während sehr kurzer Zeit im Laufe der Ontogenese bemerkbar sind. Ursprünglich haben sich diese Rippen unabhängig von den Wirbeln als horizontale mesenchymale Bindegewebssepta entwickelt, die sich quer von dem Achsenskelett ziehen und die segmental angeordnete Muskulatur abteilen. Diese Rippen, die wir während der Entwicklung in der Occipitalgegend vorfinden, werden als Kranialrippen bezeichnet und werden später zum Aufbau des Schädels herangezogen. Diese Rippen bleiben bei *Acipenser* und *Ceratodus* unterscheidbar. Die

rudimentären Kranialrippen jedoch zeigen sich im Laufe der Ontogenesis auch bei einer im System so hochstehenden Klasse, wie es die Vögel sind.

De Beer und Barrington (1934) haben beim achttägigen Stadium eines Entenkeimes (*Anas boschas*) vier Paare von Anlagen solcher Kranialrippen beobachtet, die den hinteren Septa von Segmenten sechs bis neun entsprechen. Sie werden durch ein verdichtetes Mesenchym gebildet, das wenigstens in seinen kaudaleren Partien etwas Interzellulärsubstanz aufweist. Slabý (1951) hat gleicherweise bei einem 12,3 mm langen Keim von *Phalacrocorax carbo* vier Paare mesenchymaler Rudimente von Kranialrippen vorgefunden, die sich an den kaudalen Teil der Basalplatte binden. Am deutlichsten war von ihnen das am weitesten kaudal gelegene Paar. In ihrem prochondralen Gewebe war keine Spur von Interzellulärsubstanz ersichtlich, trotzdem aber waren sie — vom Entwicklungsstandpunkt aus betrachtet — weiter fortgeschritten als bei Entenkeimen. Crompton (1953) hat bei einem 43 mm langen Keim von *Spheniscus demersus* fünf Kranialrippen vorgefunden. Suschkin (1899) hat ein Paar von ihnen bei *Tinnunculus* entdeckt, Sonies (1907) wendet gegen die Homologisation der Kranialrippen mit den echten Rippen ein, daß die kranialen niemals wirklich chondrifizieren. Lutz (1942) hat festgestellt, daß die knorpeligen Kranialrippen bei *Dromiceius* und den von ihm untersuchten Carinatenstadien fehlen.

Beim Keim der Möwe (*Larus ridibundus* L.) [13 mm langen Embryo] ist die Basalplatte (Parachordalia) deutlich ausgebildet, gebildet aus ineinandergeflossenen Occipitalwirbeln und ihren neuralen Bögen. Was ihre Gewebedifferenzierung anbelangt, ist schon genügend Interzellulärsubstanz entwickelt worden, so daß man schon von einem jungen Knorpel sprechen kann. Die Parachordalia setzen sich an ihrem Kaudalende ohne jedwedes Zeichen eines Übergangs in einem Occipitalbogen fort, der der bestentwickelte neurale Bogen des am weitesten kaudal gelegenen in den Schädel inkorporierten Wirbels bleibt (des Proatlas); er wird aus einem in gleichem Maße fortgeschrittenen Gewebe wie die Parachordalia gebildet und läuft auf beide Seiten auseinander. An beiden Seiten der Parachordalien haben sich Streifen von verdichtetem Mesenchym gebildet, die sich von der Basalplatte aus in lateraler, kaudaler und ventraler Richtung ziehen und bis in das Mesenchym des lateralen Teils des Kopfes hineinreichen. Es handelt sich hier um



Abb. 25. Die Entwicklung der Anlagen der Kranialrippen und des kranialen syncytialen Muskelblastems von *Larus ridibundus*. Embryo 13 mm lang

die Anlagen kranialer Rippen (Abb. 25, R 7 und R 8). Zwischen den Streifen des kondensierten Mesenchyms liegen die Streifen des syncytialen Muskelblastems (*sv*), die, in diesem Falle, den rudimentären kranialen Interkostalmuskeln entsprechen. Dieses Muskelblastem ist dermaßen entwickelt, daß es sich um das größte, bei Vögeln bisher bekannte Rudiment dieser Art handelt. Wir können also hier die Entwicklung der Kranialrippen als jene der mesenchymalen Septa zwischen der segmental angeordneten Muskulatur verfolgen. Die am weitesten kaudal gelegene der angeführten Rippenanlagen zieht sich vom Occipitalbogen aus, die übrigen drei Paare kann man von hier aus rostralwärts beobachten. Die Abgrenzung dieser Streifen zum Occipitalbogen hin und zu der Basalplatte ist scharf. Der junge Knorpel der Basalplatte ist vom kondensierten Mesenchymblastem der Anlage der Kranialrippen scharf abgegrenzt. Es ist also ersichtlich, daß diese beiden Elemente, was die Entwicklung anbelangt, voneinander unabhängig sind, was auch der Definition der Rippen entspricht. Im Raume zwischen den Abständen

ihrer Anlagen, knapp am Lateralrand der Parachordalien, ist der Austritt der Wurzeln des N. hypoglossus (*h*) bemerkbar.

Derart typisch entwickelte Anlagen der Kranialrippen finden wir nur in dem Gebiete von 25  $\mu$ , das heißt, daß sie kaum auf drei von den benachbarten Schnitten bemerkbar sind. Die am weitesten kranialwärts gelegene Anlage nimmt im ganzen sechs Schnitte (also im ganzen ca. 60  $\mu$ ) ein, der nächste proximale Streifen maximal vier Schnitte (folglich ca. 40  $\mu$ ), der dritte nimmt zwei Schnitte ein, und die vierte Anlage nur einen Schnitt.

Eine weitere Frage ist die Dauer der Persistenz dieser Anlagen von okzipitalen Rippen. Bei einem Möwenembryo von 15 mm Länge ist schon die Chondrifikation bedeutend fortgeschritten, die Basalplatte hat sich nach den Seiten hin ausgedehnt und hat die Wurzeln des N. hypoglossus in sich aufgenommen, die nun darin in vier Öffnungen durchlaufen. Die Basalplatte dehnt sich in dieser seiner kaudalen Partie bedeutend aus. Knapp rostralwärts beobachten wir bei dem Knorpel ein merklich abgegrenztes kondensiertes Mesenchym, das an seiner Lateralseite an die Muskulatur grenzt. Vielleicht bilden diese Überreste des scharf abgegrenzten Mesenchyms noch die Spuren der Anlagen von kranialen Rippen.

Was die jüngeren Stadien anbelangt, kann man bei einem 11 mm langen Embryo erst die Entwicklung der Parachordalia beobachten, die durch das verdichtete Mesenchym der kranialen occipitalen Urwirbel gebildet werden. Von jedweden kranialen Rippen ist keine Spur mehr vorhanden.

Auch bei *Fulica atra* kann man ähnliche Verhältnisse wie bei der Möwe beobachten. Bei einem 15 mm langen Embryo werden die Parachordalia durch einen jungen Knorpel gebildet. Vier Paare von Austritten des N. hypoglossus zeigen sich knapp an ihren lateralen Rändern. Vom lateralen Rand der Basalplatte ziehen sich in lateraler, etwas kaudaler und etwas rostraler Richtung drei Streifen des verdichteten Mesenchyms, die den Anlagen der kranialen Rippen entsprechen, zwischen welchen wir ein merkliches syncytiales Muskelblastem finden, das der rudimentären kranialen Zwischenrippenmuskulatur entspricht (Abb. 26). Beim Abschneiden des Kopfes wurde der Schnitt leider viel zu kranial geführt, so daß der Occipitalbogen abgeschnitten ist, aber wir können hier — ähnlich wie bei der Möwe — auch mit einer vierten kranialen Rippe des Occipitalbogens rechnen. Auch bei dieser Art haben sich folglich die Anlagen der lateralen Rippen als ersichtliche Mesenchymsepta



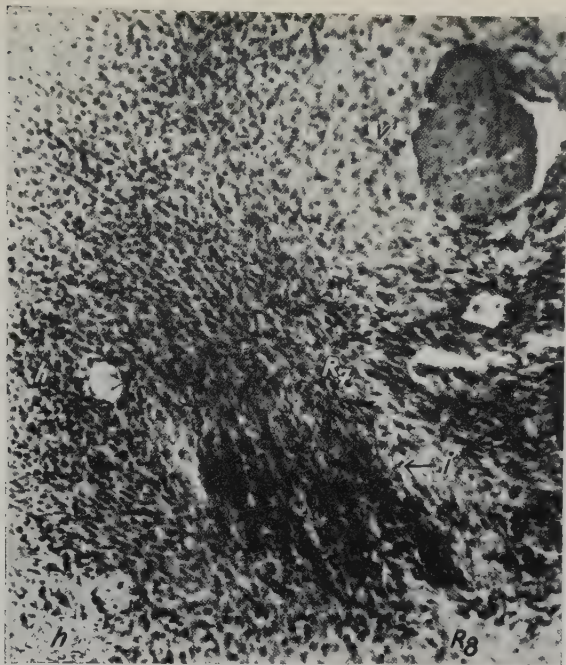


Abb. 26. Die Entwicklung der Anlagen der Kranialrippen und des kranialen syncytialen Muskelblastems von *Fulica atra* L. Embryo 15 mm lang

zwischen der segmental angeordneten Muskulatur entwickelt. Die Spannweite der Anlagen der zwei am weitesten kranialwärts gelegenen Rippen können wir an fünf aufeinanderfolgenden Schnitten verfolgen. Die am weitesten kranial gelegene Anlage ist am meisten rudimentär, wir verfolgen sie kaum an drei sich aufeinanderfolgenden Schnitten.

Bei einem 17 mm langen Embryo hat sich die Basalplatte in die Seiten ausgedehnt und hat die Wurzel des N. hypoglossus in seine Öffnungen aufgenommen. Von den rudimentären Rippen ist keine Spur mehr übriggeblieben.

Da wir schon bei *Fulica atra* die frühe Entwicklung der Occipital-gegend und ihren Ursprung aus den Urwirbeln bis ins einzelne studiert haben, wird es auch möglich sein zu bestimmen, welchen inkorporierten Wirbeln die Rippenrudimente angehören. Es ist festgestellt worden, daß sich sieben occipitale metotische Urwirbel sehr früh entwickeln, von denen die ersten zwei im Laufe der frühen Ontogenese verschwinden, die übrigen nehmen dann am Aufbau

des Schädels teil. Diese Segmente haben sich im Laufe ihrer weiteren Entwicklung in ihre Pleurozentra und Hypozentra eingeteilt und haben auf diese Weise die rudimentären Occipitalwirbel zur Entstehung gebracht, die in den Aufbau des Chondrokraniums inkorporiert werden. Demgemäß war also das am weitesten kranial orientierte Element, das an dem Bau der Wirbel teilnehmen konnte, der kraniale Sklerotomit des siebenten metotischen Urwirbels, der mit dem kaudalen Sklerotomiten des sechsten metotischen Urwirbels verschmolzen ist. Es sind also in die metotische Gegend sechs-undeinhalb metotische Segmente inkorporiert. Dazu kann man drei prootische Segmente rechnen, die de Beer und Barrington bei der Ente festgestellt haben.

Demgemäß würde es sich in unserem Falle um das neunte, achte, siebente und sechste Paar von Rippenanlagen handeln, die sich an die zugehörigen inkorporierten Wirbel anschließen.

Die metamerischen Verhältnisse, die soeben bei *Fulica atra* beschrieben worden sind, entsprechen — bis auf die Zeittermine des Verschwindens der einzelnen Urwirbel — auch den Verhältnissen bei *Phalacrocorax carbo* (Frankenberger) und bei *Anas* (de Beer und Barrington). Bei der Möwe *Larus ridibundus* hat Voelker — wie schon erwähnt — andere Verhältnisse festgestellt, und dadurch verändert sich auch die Zugehörigkeit der einzelnen Rippenanlagen. Dieser Autor hat festgestellt, daß sich in der metotischen Gegend nur vier Urwirbel vom Anfang an angelegt haben, der am weitesten kaudal inkorporierte Wirbel würde also von dem kranialen Sklerotomiten des dritten metotischen Segments gebildet werden. Das würde also bedeuten, daß nur drei ganze Urwirbel an dem Bau des Schädels beteiligt wären. Mit Hinsicht darauf, daß wir vier Paare von Überresten der Kranialrippen beobachtet haben, würde dies bedeuten, daß man in der Occipitalgegend der Möwe mehr Rippen- als Wirbelanlagen vorgefunden hat. Auch daraus kann man folglich leicht schließen, daß in der metotischen Gegend mehr Urwirbel vorhanden waren.

Zu den beiden neuen Beschreibungen der Entwicklung von rudimentären Kranialrippen bei den im System niedriger stehenden Vögeln ist noch hinzuzufügen, daß bei der Art *Ardea cinerea* die unmerklichen Überreste von drei Paaren kranialer Rippen festgestellt worden sind, die sich in der Gestalt von kondensierten Mesenchymstreifen ventrolateralwärts von dem kaudalen Teil der Basalplatte ziehen (Slabý 1952).

Nun wollen wir unsere Aufmerksamkeit denjenigen Arten zuwenden, die in dem gültigen System am höchsten stehen.

So ist bei der Beschreibung der Morphogenese des Chondrokraniums bei der Amsel (*Turdus merula* L.) keine Spur von jedweder Anlage von kranialen Rippen festgestellt worden (Slabý 1951).

Zum weiteren Studium stehen uns die Keime der Art von *Corvus frugilegus* verschiedenen Alters zur Verfügung, die insgesamt mit Bouins Flüssigkeit fixiert, in eine Serie von Schnitten zu 10  $\mu$  zerschnitten und mit Haematoxylin und Eosin gefärbt worden sind.

Interessante Verhältnisse finden wir beim 12,5 mm langen Keim der Krähe (*Corvus frugilegus*). Die Basalplatte wird hier durch einen sehr jungen Knorpel gebildet, an dessen Lateralrändern wieder die Wurzeln des N. hypoglossus hervortreten. Die Basalplatte dehnt sich hier kaudalwärts in einen Occipitalbogen aus, und rostralwärts von ihm verlaufen zwei Paare von Streifen verdichteten Mesenchyms, zwischen denen wir in den Spuren die syncytialen Elemente des Muskelblastems vorfinden. Diese Mesenchymalstreifen verlaufen nicht in derselben Richtung; der rostrale hat direkt laterale Richtung, der kaudale richtet sich etwas ventralwärts und kaudalwärts. Es besteht kein Zweifel, daß es sich auch hier um die Spuren rudimentärer Kranialrippen handelt. Sie sind aber sehr schwer von dem verdichteten Mesenchym zu unterscheiden, das sich in der Lateralpartie der Basalplatte entwickelt. Man kann sie merklich kaum an drei Schnitten beobachten.

Wenn wir die Entwicklung der kranialen Rippenanlagen im Laufe der Ontogenese bei Vögeln studieren, müssen wir noch an eine Struktur erinnern, die zu ihnen in Beziehung steht. Es handelt sich nämlich um den sogenannten metotischen Knorpel, der in dem voll entwickelten Chondrokranium den Boden der Fissura metotica bildet, welche zwischen dem ventromedialen Rand des kanalikularen Teils der Hörkapsel und dem dorsolateralen Rand der Basalplatte liegt. De Beer hält den metotischen Knorpel für eine homologe Formation mit dem Processus subcapsularis beim Chondrokranium des Krokodils. Da — nach de Beer — der Proc. subcapsularis mit einer Kranialrippe oder ihrem Überrest homolog ist, hätte also der metotische Knorpel bei den Vögeln auch dieselbe morphologische Deutung. Bei *Phalacrocorax carbo* erscheint die Anlage des metotischen Knorpels ganz früh in der Ontogenese und nimmt sehr schnell an Größe zu. Sie erscheint zur gleichen Zeit wie die Anlagen

der Kranialrippen und das verdichtete Mesenchym, in welches (bei einem 12,3 mm langen Embryo) lateralwärts und rostralwärts die rudimentären Anlagen der Kranialrippen übergehen, hängt auch mit dem Mesenchymalgebiete der Anlagen des metotischen Knorpels zusammen. Von allen bisher untersuchten Vögeln konnte man nur bei *Larus ridibundus* etwas Ähnliches beobachten; hier hängt das rostrale und laterale Gebiet des verdichteten Mesenchyms der Kranialrippen mit dem der primordialen Anlagen des metotischen Knorpels zusammen. Hier muß man natürlich in Betracht ziehen, daß es sich um eine Formation handelt, die schon bei den Ahnen der Vögel — den Reptilien — bedeutend verändert, bedeutend spezialisiert ist; trotzdem kann man die erwähnten Verhältnisse bei *Phal. carbo* und *L. ridibundus* als eine Bestätigung der Theorie auffassen, daß der metotische Knorpel eine den Kranialrippen homologe Struktur bedeutet. Bei den Säugetieren besteht eine ähnliche Formation von derselben morphologischen Deutung — der Processus paracondylaris des Chondrokraniums.

Vom systematischen Standpunkt aus ist es wichtig, daß bei den nach dem gültigen System niedrigstehenden Arten tatsächlich — soweit es die Entwicklung der Kranialrippen und der kranialen Zwischenrippenmuskulatur betrifft — primitive Verhältnisse vorgefunden worden sind. Hingegen bei den im System am höchsten stehenden Vögeln sind keinerlei oder höchstens unbedeutende Spuren von Kranialrippen gefunden worden.

### Zusammenfassung

Es ist festgestellt worden, daß sich bei der Art *Fulica atra* L. im Stadium mit 10 Urwirbeln sieben metotische Ursegmente entwickeln; der erste von ihnen (*m* 1) ist sehr klein, ohne Zentralhöhle, und ist in kraniolateraler Richtung vom folgenden Urwirbel etwas verschoben. Der zweite metotische Urwirbel (*m* 2) ist nur um ein wenig kleiner als die folgenden Ursegmente. Im Stadium mit fünfzehn Urwirbeln finden wir nicht einmal mehr eine Spur vom ersten metotischen Urwirbel vor, das zweite Ursegment ist nicht mehr durch eine epitheliale Wand von der Ventralseite abgeschlossen. Im Stadium mit 21 Urwirbeln ist vom zweiten metotischen Urwirbel nur ein epithelialer Streifen als Überrest der Dorsalwand des ehemaligen Ursegments übriggeblieben; dieser Urwirbel hat sich beim 5 mm langen Embryo noch verkleinert, wobei wir auch gleichzeitig eine plötzliche Verkleinerung des dritten Urwirbels beobachten. Bei



allen bisherigen Stadien kann man keine besondere Nervenfasern feststellen, die in den zweiten occipitalen Urwirbel eindringen würde. Beim 7 bis 8 mm langen Stadium ist der zweite Urwirbel schon verschwunden und der dritte hat sich auffallend verkleinert.

Und so bilden sich bei der Art *Fulica atra* L. sieben occipitale metotische Urwirbel, von denen die ersten zwei plötzlich im Laufe der Ontogenese verschwinden, die übrigen treten später in den Aufbau des Schädels ein. Dieser Befund stimmt mit den Verhältnissen bei *Anas boschas dom.* (de Beer-Barrington), bei *Phalacrocorax carbo* L. (Frankenberger) und beim Huhn (Hinsch und Hamilton) überein, natürlich ist der Zeitpunkt des Verschwindens des zweiten Urwirbels verschieden. *Anas*: bei Stadien mit 23 und 28 Urwirbeln; *Fulica*: bei einem 6 bis 7 mm langen Embryo; *Phalacrocorax*: beim 9,5 mm langen Embryo.

Weiter wird die Frage der ontogenetischen und phylogenetischen Reduktion der kranialen metotischen Ursegmente bei frühen Embryonen von *Larus ridibundus* und *Corvus frugilegus* erörtert. Es ist festgestellt worden, daß sich bei *Larus ridibundus* wie auch bei *Corvus* das erste metotische Ursegment von allem Anfang der Somitenmorphogenese an als reduzierte Transientstruktur anlegt, in welcher die an das aborale Gebiet des unsegmentierten Kopfmesoderms grenzenden Zellen die Tendenz haben, sich mehr oder weniger vollkommen als Epithel anzureihen und ein rudimentäres, oft kaum erkenntliches Ursegment zu bilden, das sich an den ersten deutlichen metotischen Somiten anschließt. Diese Formation hat Rex als „epithelialen Vorbau“ bezeichnet, der sich von dem ersten deutlichen kranialen Ursegment abgeteilt hat, wodurch es zu „einer Regulierung des sagittalen Urwirbeldurchmessers durch Abschnürung überschüssigen Materials“ kommt. Voelker hat dieses Element für eine Myotomlamelle gehalten, deren Hervorstehen rostralwärts durch Dehiscenz der Wand des ersten kranialen Ursegments verursacht wird.

Diese Transientstruktur verschwindet bei einem Embryo des *Larus* mit 14 Urwirbeln und bei einem Embryo von *Corvus* gleichfalls mit 14 Urwirbeln. Der zweite metotische Somit ist von allem Anfang an kleiner als die kaudaler gelegenen Segmente, seine Reduktion schreitet im Laufe der Entwicklung fort, so daß bei einem Embryo von *Larus* mit 14 Urwirbeln seine Ventralwand defekt, das Epithel der Dorsalwand niedriger ist; bei einem Embryo von *Corvus* mit 14 Urwirbeln ist die Reduktion noch weiter fort-

geschritten, das zweite metotische Ursegment ( $m\ 2$ ) erreicht kaum die Hälfte der Größe der übrigen Somiten, von seiner Epithelialwand sind nur mehr Rudimente übriggeblieben. Bei einem Embryo von *Larus* mit 27 Urwirbeln (Abb. 16) ist der zweite metotische Somit bis auf unmerkliche Überreste vollkommen verschwunden. Diese Befunde stimmen – bis auf die Interpretation der Anzahl von Urwirbeln – mit den Schlußfolgerungen von Rex überein; demgegenüber hält Voelker auch hier bei seinem Embryo mit 35 und 40 Urwirbeln und bei einem 8,5 mm langen Embryo den rudimentären zweiten Urwirbel nicht als Äquivalent der Somiten, aber wiederum für den abgesplitterten Teil der Muskelzellen, die dem Myotom seines ersten metotischen Urwirbels angehören. Voelker bestreitet nämlich jedwede Reduktion der schon angelegten Urwirbel.

Das metotische Gebiet stellt die Grenze zwischen Kopf und Rumpf vor, die vom phylogenetischen Standpunkt aus keineswegs stabil ist, sondern sich in steter Bewegung befindet. Die phylogenetische Cephalisation ist nicht einmal bei den Sauropsiden beendet, und so verschiebt sich die Schädelgrenze unausgesetzt kaudalwärts, und immer weitere Ursegmente werden in ihren Bau eingeschlossen. Das bezeugt die Folge und die Intensität ihrer Reduktion bei den Embryonen der Vögel auf verschiedener Systemstufe (vergleiche *Phalacrocorax carbo* Frankenberger, *Anas de Beer* und Barrington, *Fulica atra*, *Larus ridibundus*, *Corvus frugilegus*); das bezeugt auch eine bedeutende Variabilität in der Entwicklung der Ursegmente in der metotischen Region. Es besteht infolgedessen kein Zweifel daran, daß auch jene unmittelbar hinter dem Hörbläschen liegende Zellformation ein mehr oder weniger entwickelter Urwirbel ist und daß es im Laufe der Ontogenese zur Reduktion von wenigstens zwei angelegten Ursegmenten kommt.

Im Rahmen seiner Studien über den segmentalen Ursprung des Occipitalteils des primordialen Vogelschädels beschäftigt sich der Autor weiter mit der Frage nach der Entwicklung der dorsalen Rippen, die sich an die neuralen, in diesen Teil des Schädels inkorporierten Wirbelbögen knüpfen. Wir haben folglich primitive Verhältnisse bei den Arten *Larus ridibundus* und *Fulica atra* vorgefunden. Hier entwickeln sich im Laufe der Ontogenese ersichtlich nicht nur vier Paare von Kranialrippen in der Gestalt eines verdichteten Mesenchyms, sondern es sind auch zwischen diesen Anlagen die syncytialen Muskelblasteme entwickelt, die die rudimen-

tären Anlagen der kranialen Zwischenrippenmuskulatur vorstellt. Es handelt sich insgesamt um vorübergehende Formationen, die sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung nur auf ganz kurze Zeit zeigen. Demgegenüber sind nur ihre Anzeichen während der Ontogenese bei der Art *Corvus frugilegus* festgestellt worden. Bei der Art *Larus ridibundus* ist ein Zusammenhang des verdichteten Mesenchyms in dem Gebiet der Kranialrippen mit dem Gebiet jenes verdichteten Mesenchyms festgestellt worden, aus welchem sich der metotische Knorpel entwickelt, was zur Gültigkeit der Theorie beiträgt, daß diese Struktur auch den Kranialrippen homolog ist. Bei der Art *Fulica atra* ist auf Grund vorhergehender Studien über die Anzahl der Urwirbel in der Occipitalgegend festgestellt worden, daß es sich um das rudimentäre neunte, achte, siebente und sechste Rippenpaar handelt, die sich an die zugehörigen inkorporierten Wirbel anschließen.

### Abkürzungen

b — Basalplatte

c 1, c 2 — Die cervikalen Ursegmente

ch — Chorda dorsalis

h — Radices n. hypoglossi

i — Das kraniale, syncytiale Interkostalmuskelblastem

m — Epithelialer Vorbau nach Rex

m 1, m 2 — Die kranialen metotischen Ursegmente

o — Arcus occipitalis

R 7 und R 8 — Anlage der 7. und 8. Kranialrippe

sp — Die Gehörplakode

sv — Das Hörbläschen

uw 1, uw 2 — Die kranialen metotischen Ursegmente nach Rex

v — Vagus

IX, X — Ganglion nervi glossopharyngici et vagi.

### Schrifttum

- v. Baer, K. E.: Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg 1828. — Balfour, F. M.: A treatise on comparative embryology. Macmillan and Co., London. 1885. — Brock, G. T.: The Morphology of the Ostrich Chondrocranium — Proc. Zool. Soc. London, 1907 B, 1937. — Chiarugi, G.: Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Saurapsidi e nei Mammiferi. — Atti della Societa Toscana di Scienze Naturali. Vol. X., 1889. — Chiarugi, G.: Sur les myotomes et sur les nerfs de la tête postérieure et de la région proximale du tronc dans les embryons des Amphibies anoures. — Archives italiennes de Biologie, T. 15 (1891). — De Beer, G. R.: The Development of the Vertebrates Skull. — Oxford, 1937. — De Beer, G. R. and Barrington, E. J. W.: The Segmentation and Chondrification of the Skull of the Duck. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B.,

Vol. 223 (1934). — Crompton, A. W.: The development of the chondrocranium of *Spheniscus demersus* with special reference to the columella auris of birds. — Acta zool., 34 (1953). — Duval, M.: Atlas d'embryologie. G. Masson, Paris 1889. — Fischel, A.: Über Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. — Morphol. Jahrb. XXIV., 1896. — Frankenberger, Z.: Příspěvek k otázce segmentace okepitální krajiny hlavy ptáků. — Biol. listy — Folia Biol. XXV., 1940. — Froriep, A.: Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. — Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. J., 1882. — Froriep, A.: Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtungen an Hühnerembryonen. — Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. J., 1883. — Froriep, A.: Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas, Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtungen an Säugetierembryonen. — Archiv für Anatomie und Physiologie, Anat. Abt. J., 1886. — Froriep, A.: Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletts. — Anat. Anzeiger, II (1887). — Froriep, A.: Entwicklungsgeschichte des Kopfes. — Anatomische Hefte I., 2. Abt., 1892. — Fürbringer, M.: Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. — Morphol. Jahrbuch v (1879.) — Fürbringer, M.: Über die spinooccipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. — Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag von Carl Gegenbaur, 1897. — Gaupp, E.: Die Metamerie des Schädels. — Anatomische Hefte, II. Abth., VII (1898). — Gegenbaur, C.: Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletts der Wirbelthiere. 1872. — Goronowitsch, N.: Untersuchungen über die Entwicklung der sog. „Ganglienleisten“ im Kopfe der Vogelembryonen. — Morphol. Jahrb., XX (1893). — Gräper, L.: Die frühe Entwicklung des Hühnchens nach Kinaufnahmen des lebenden Embryo. Anat. Anz., 61. Verhandl., Freiburg i. Br. 1926. — Hamburger, V. and Hamilton, H. L.: A series of normal stages in the development of the chick embryo. J. Morph., 88 1951. — Hamilton, H. L. and Hinsch, G. W.: The fate of the second visceral pouch in the chick. Anat. Rec., 120, 1954. — Hinsch, G. W. and Hamilton, H. L.: The developmental fate of the first somite of the chick. Anat. Rec., vol 125, no. 2. — 1956. — His, W.: Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. F. C. W. Vogel, Leipzig, 1868. — Hubbard, M. E.: Some experiment on the order of succession of the somites in the chick. Am. Nat., 42 — 1908. — Jager, J.: Über die Segmentierung der Hinterhauptregion und die Beziehung der Cartilago acrochordalis zur Mesodermcommissur. (Eine Untersuchung an Vögeln). Morph. Jahrb. 56 (1926). — Keibel, F., and Abraham, K.: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (*Gallus domestecus*). Normtaf. Entw. Wirbelthiere. 2. G. Fischer, Jena 1900. — Kornhauser, S. L.: Hematein — Its advantages for general laboratory usage. Stain Tech., 5. — 1930. — Kupffer, C. v.: Entwicklungsgeschichte des Kopfes. — Anat. Hefte, II. Abth., Bd. II (1893). — Kupffer, C. v.: Entwicklungsgeschichte des Kopfes. — Anat. Hefte, II. Abth. Bd. V (1896). — Kupffer, C. v. and Benecke, B.: Photogramme zur Ontogenie der Vögel. Acad. Nat. Curios. Nova. Acta, 41. — 1879. — Lang, Ch.: Bei-



träge zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes von *Melopsittacus undulatus*. — Morph. Jb. **94** (1955). — Lillie, F. R.: The development of the chick. 2nd ed. Henry Holt and Co., New York. 1919. — Lutz, H.: Beitrag zur Stammesgeschichte der Ratiten. Vergleich zwischen *Emu*-embryos und entsprechendem Carinatenstadium. — Revue Suisse de Zool. — **49** (1942). — Meek, A.: The Segments of the Vertebrate Brain and Head. — Anat. Anz., 1907. — Patterson, J. T.: The order of appearance of the anterior somites in the chick. Biol. Bull., **13** (1907). — Peebles, F.: Some experiments on the primitive streak of the chick. Roux' Arch. f. Entw.-mech. der Organ., **7** (1898). — Peebles, F.: A preliminary note on the position of the primitive streak, and its relation to the embryo of the chick. Biol. Bull., **4** (1903). — Platt, J.: Studies on the primitive axial segmentation of the chick. — Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, XVII., 1889. — Rabl, C.: Theorie des Mesoderms I. — Morphol. Jahrb., XV (1889). — Rabl, C.: Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. — Anat. Anz. Supplementheft zum Bd. 1892. — Rex, H.: Zur Entwicklung der Augenmuskeln der Ente. — Arch. f. mikr. Anat., LVII. (1901). — Rex, H.: Über das Mesoderm des Vorderkopfes der Lachmöve (*Larus ridibundus*). — Morphol. Jahrb., XXXIII (1905). — Saunders, J. W., JR.: The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm. J. Exp. Zool., **108** (1948). — Schrier, J. E. and Hamilton, H. L.: An experimental study of the origin of the parathyroid and thymus glands in the chick. J. Exp. Zool., **119** (1952). — Sewertzoff, A.: Zur Frage über die Segmentierung des Kopfmesoderms bei *Pelobates fuscus*. — Bulletins de la Société impériale des Naturalistes de Moscou, Nr. 1., 1892. — Sewertzoff, A.: Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. — Bulletins de la Société impériale des Naturalistes de Moscou, Nr. 1., 1895. — Sewertzoff, A.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz., XII (1897). — Shiino, K.: Chondrocranium von *Crocodylus*. — Anat. Hefte I., 1914. — Slabý, O.: O vývoji autopodia křídla kormorána *Phalacrocorax carbo* L. — Sur le développement de l'aile du cormorant *Phalacrocorax carbo* L. — Sborník lékařský, XLIX., 1947. — Slabý, O.: Morphogenese chondrokrania kormorána *Phalacrocorax carbo* L. s hlediska evolučního. — Rozpravy II. třídy České Akademie LXI. 1951 — Le développement du chondrocrâne du cormorant (*Phalacrocorax carbo* L.) au point de vue de l'évolution. — Bull. internat. de l'Act tchèque des Sc. LII. 1951. — Slabý, O.: O chondrifikaci primordiálního krania u kosa (*Turdus merula* L.) s hlediska fylogenetické a oekologické morfologie. — On the chondrification of the Primordial Cranium of the Blackbird (*Turdus merula* L.). — Sylvia, revue ornithologique XII. 1951. — Slabý, O.: Příspěvek k problému segmentálního původu lebky obratlovců. — Contributing to the Problem on the Segmentation of the Vertebrate Head. — Biol. listy, Folia biologica, XXXVII., 1952. — Slabý, O.: Několik zajímavosti z vývoje lebky volavky popalavé *Ardea cinerea* L. — Einige interessante Bemerkungen zur Entwicklung des Schädels beim Fischreiher (*Ardea cinerea* L.). — Věst. Čs. zool. spol. — Acta Soc. zool. Bohemosl. XVI., 1952. — Slabý, O.: Příspěvek k řešení otázky fylembryogenese ptačího křídla (autopodia a metapodia). — Beitrag zur Frage der Fylembryogenese des Auto-

podiums und Metapodiums der Vogelflügel. — Věstník Čsl. zoll. spol. — Acta Soc. Zool. Bohemosl., XVI., 1952. — Slabý, O.: O vývoji kraniálních žeber v okcipitální krajině primordiálního krania ptáků. — Über die Entwicklung der kranialen Rippen in der Occipitalgegend des Primordialkraniums der Vögel. — Čsl. morfologie, II., 1954. — Slabý, O.: O Vývoji Jacobsonova orgánu u ptáků. — About the development of Jacobson's organ in birds. — Čsl. morfologie, III., 1955. — Slabý, O.: O časném vývoji karpálních a metakarpálních elementů kosterních křídel pěvců. — Le développement précoce des éléments carpiels et métacarpiels du squelet des ailes des passereaux. — Čsl. morfologie, III., 1955. — Slabý, O.: O redukcí metotických prvosegmentů u časných stadií zárodků ptáků. — Über die Reduktion der metotischen Ursegmente bei frühen Stadien der Vogel-embryonen. — Čsl. morfologie V., 1957. — Sonies, F.: Über die Entwicklung des Chondrokraniums und der knorpeligen Wirbelsäule der Vögel. — Petrus Camper, 4. — Suschkin, P. P.: Schädel von *Tinnunculus*. — Nouv. Mem. Soc. Imp. Nat. Moscou XVI., 1899. — Voelker, O.: Příspěvky k vývoji occipitální krajiny u racka (se stanoviska porovnávacího). — Rozpr. České Akad., tř. II., XVII., 1908. Beiträge zur Entwicklung der Occipitalgegend bei der Lachmöve (vom vergleiche den Standpunkt aus). — Weber, A.: Remarques à propos de la segmentation du mésoderme chez les amniotes. — Anat. Anz., Ergänzungsheft zum Bd. XXIII., 1903. — Weber, A.: L'origine des glandes annexes de l'intestin moyen chez les vertébrés. — Thèse., 1903. — Van Wijhe, J. W.: Die Kopfreion der Kranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. — Anat. Anz., IV (1889). — Zimmermann, J.: Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. — Anat. Anz., Suppl. VI., 1891.

Prof. Dr. Dr. Otto Slabý, Plzeň (Pilsen) Světlé, 13 ČSR.

# **Das Haemo-, Myelo- und Splenogramm der Wanderratte (*Rattus norvegicus*, braun) unter normalen Lebensbedingungen und nach Lauftraining<sup>1</sup>**

Von

**H. J. Clemens und H. Richter**

Mit 8 Tabellen

(Eingegangen am 29. November 1957)

## **Einleitung**

Die für die Beurteilung experimenteller Ergebnisse notwendige Kenntnis der normalen Morphologie und quantitativen Zusammensetzung des Blutes und der blutbildenden Organe der gebräuchlichsten Laboratoriumstiere ist erst kürzlich von Schermer (1954) wieder unterstrichen worden. Es fällt auf, daß in seiner Monographie über die Blutmorphologie der Laboratoriumstiere zwar die haemato-poetisch tätigen Organe erwähnt sind, genauer ausdifferenzierte Myelo- und Splenogramme aber fehlen (Ausnahme: Albinoratte, Myelogramm). Wir haben das normale Haemo-, Myelo- und Splenogramm der wildgefangenen und gezüchteten Wanderratte jeweils am selben Tier untersucht. Das ist deshalb erforderlich, weil z. B. die Milzen verschiedener Tiere in ihrem anatomischen Bau, ihrer Größe und Struktur so different sind (v. Herrath, 1935), daß auch experimentelle Ergebnisse an unterschiedlichen Tierarten nicht ohne weiteres vergleichbar und auf den Menschen übertragbar sind (vgl. auch Heilmeyer, 1955).

Die Untersuchungen über das normale Haemo-, Myelo- und Splenogramm der Wanderratte werfen eine Reihe von Fragen auf, die nur durch experimentelle und vergleichende Arbeiten schrittweise beantwortet werden können. Zur Klärung der Wechselbeziehungen zwischen Blut und blutbildenden Organen haben wir daher

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

Geschwistertiere der ersten Versuchsreihe einem Lauftraining unterzogen. Es galt festzustellen, ob und inwieweit unter Arbeitsbelastung die haematopoetischen Systeme so gereizt werden können, daß ihre Relationen klarer erkannt werden, als es bei den Kontrolltieren der Fall ist. Besondere Aufmerksamkeit ist dabei aus den oben angeführten Gründen der Milz zu widmen.

Die Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Haemo-, Myelo- und Splenogramm sind angesichts der schnellen Veränderlichkeit des Blutbildes, dessen Abhängigkeit von den verschiedensten Faktoren, der wechselnden Größe und Kontraktilität der Milz und der damit verbundenen Ausschüttung milzeigener Zellen in den Kreislauf, schwierig. Es kommt hinzu, daß sich laufende Blutentnahme über einen längeren Zeitraum bei der Ratte wegen der rasch eintretenden sekundären Anämie verbieten. Wir sind uns daher bewußt, daß wir nur ein momentanes Geschehen erfassen, über das bindende Aussagen erst dann gemacht werden können, wenn sich die Befunde bei einer größeren Zahl von Tieren regelmäßig wiederholen.

Die vorliegende Arbeit schließt sich an die Untersuchungen von Richter (1953) über das Haemo-, Myelo- und Splenogramm bei Tieren mit Stoffwechsel- und Speichermilz (Kaninchen, Hund) an und stellt ein Teilgebiet einer vergleichenden Untersuchungsreihe dar, die an unserem Institut durchgeführt wird.

### Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten 46 Berliner Wanderratten (*Rattus norvegicus*, braun) verschiedenen Alters und Geschlechts, die unter gleichen äußeren Lebensbedingungen aufwuchsen. Bei gleich-alterigen Tieren handelte es sich in allen Fällen um Geschwistertiere. Die Tiere wurden durch Aethernarkose getötet (Richter, 1953).

Die Haemoglobinwerte wurden mit dem Farbstabhaemometer nach Vorschrift der GIM gemessen. Diese Methode erwies sich für unsere Untersuchungen als ausreichend. Da jede Rasse verschiedene Erythrozytenwerte und Hb-Werte hat, kann kein für die Art geltender Färbeindex ermittelt werden. Zur Auszählung der Blutzellen verwendeten wir die Thoma-Zeiss-Zählkammer. Blut- und Knochenmarkausstriche wurden nach Unna-Pappenheim (May-Grünwald-Giemsa) gefärbt und wie üblich untersucht.

Das Knochenmark wurde auf folgende Weise gewonnen: Man durchschneidet das Sternum an geeigneter Stelle mit einem scharfen



Messer. Oberhalb der Schnittstelle wird eine Kocherklemme angesetzt und geschlossen. Dabei quillt das Knochenmark aus der Schnittstelle heraus und wird ausgestrichen. Die Blutentnahme erfolgte in Äthernarkose aus der V. jugularis externa. Laufende Blutentnahmen wurden zur Vermeidung von Anaemien nicht vorgenommen (Klieneberger-Carl, 1924).

Die Milzen wurden überlebend entnommen, zerteilt, in 4%igem neutralem Formalin fixiert und in Paraffin eingebettet. 3  $\mu$  dicke Schnitte wurden nach Unna-Pappenheim gefärbt. Die Auswertung der Milzschnitte stieß auf Schwierigkeiten, da dasselbe Material noch für andere Untersuchungszwecke Verwendung finden mußte. Für eine Nachuntersuchung empfehlen wir, an Stelle von histologischen Schnitten besser Milzausstriche zu verwenden.

Im Myelogramm differenzierten wir pro Fall 1000, im Splenogramm 500, in den Blutausstrichen 200 Zellen, da sich in den einzelnen Ausstrichen relativ wenig Leukozyten fanden.

Auf eine eingehende Darstellung der Morphologie der Blutbildungs- und Blutzellen sowie der Histologie der Rattenmilz kann verzichtet werden, da das Zellbild mit dem der Albinoratte weitgehend übereinstimmt und für diese bereits ausführlich beschrieben wurde (Donaldson, 1924; Klieneberger-Carl, 1924; Flaum, 1931; Lauda und Rezek, 1931; Farris und Griffith, 1949; Wirth, 1950; Schermer, 1954 u. a.).

Als Grundlage für unsere Arbeit verwendeten wir das Tiermaterial und die Alterseinteilung von Clemens (1955, 1956; s. Tab. 1).

Die Tiere liefen in elektrisch angetriebenen Lauftrommeln von 40 cm Durchmesser (Farris und Griffith, 1949). Das Training<sup>1</sup> erfolgte als „Reizstoß“ (Hoske, 1934), da für das Zustandekommen eines Trainingseffektes die Arbeitsleistung in der Zeiteinheit, nicht jedoch die Summe der geleisteten Arbeit (Petow und Siebert, 1926; Siebert, 1929) maßgebend ist. Es ist schwierig, die geleistete Arbeit der Tiere zu beurteilen, da Schrittlänge, Schrittzahl, maximale und minimale Geschwindigkeit während des Laufens sowie das Mindestmaß von Leistung, bei der ein Trainingseffekt zu erwarten wäre, unbekannt sind. Laufgeschwindigkeit und Laufzeit wurden deshalb soweit wie möglich ständig gesteigert, um auf alle Fälle einen Trainingseffekt zu erzielen. Während des

---

<sup>1</sup> Die einzelnen Daten sind der Arbeit von Clemens, H. J., Morph. Jb. 96 (1956), 417 zu entnehmen.

Tabelle 1  
Das physiologische Alter der Ratte  
(*Rattus norvegicus*)

Lebensabschnitt	Geschlecht	Länge mm	Gewicht g
Geburt .....	männl.	50	4,4
	weibl.	50	4,6
Säuglingsperiode vom Tage der Geburt bis zum 30. bis 35. Lebenstage.....	männl.	114	40
	weibl.	120	45
Jugendzeit vom 36. bis zum 77. bis 84. Lebens- tage .....	männl.	170	109
	weibl.	160	95
Reifungsperiode vom 85. bis zum 150. bis 160. Lebens- tage .....	männl.	200	180
	weibl.	190	145
Höhe des Lebens vom 5. bis 18. Lebensmonat .....	männl.	243	345
	weibl.	223	262
Reifes Alter ab 18. Lebensmonat .....	männl.	} unbekannt	
	weibl.		
Greisenalter .....	männl.		
	weibl.		

Trainings mußte auf die Reaktionslage der Tiere Rücksicht genommen und zeitweilig mit den Leistungsanforderungen zurückgegangen werden, um Verluste durch Erschöpfungstod (Secher, 1921, 1925) zu vermeiden. Nach anfänglichen Schwierigkeiten hatten die Tiere (Ausnahme: Käfig 11) das Laufen schnell begriffen. Nach dem Lauf zeigten sie anfangs Ermüdungserscheinungen, die in einer verstärkten Flankenatmung und in einem längeren Verharren an Ort und Stelle zum Ausdruck kamen. Auf Aufschau- chungsversuche reagierten sie träger als gewöhnlich (Wildratten!). Im allgemeinen kann gesagt werden, daß sich die Männchen dem Training besser anpaßten als die Weibchen. Letztere wurden zweifellos durch ihren Sexualzyklus in der Laufleistung beeinflusst.

Männchen und Weibchen der Kontroll- und Trainingstiere lebten unter den gleichen Bedingungen. Dadurch ließen sich Graviditäten bei diesen Tieren nicht vermeiden. Das Vorkommen von Schwanger-

schaften – selbst bei reinen Wildfängen – zeigt, daß die „Psyche“ der Tiere durch das Training nicht wesentlich beeinflußt wurde, was für die Beurteilung der geleisteten Arbeit bedeutungsvoll ist.

Die Trainingsdauer wurde auf insgesamt 8 Wochen begrenzt, um festzustellen, ob sich entsprechend der physiologischen Alters-einteilung (Clemens, 1955) Verschiedenheiten innerhalb bestimmter Entwicklungsperioden zeigen. Das Training selbst erfolgte in den späten Vormittagsstunden, also in einer Zeit, in der die Tiere physiologischerweise inaktiv sind (Slonaker, 1907, 1912). Somit stellte das Training eine zusätzliche, zwangsweise Belastung des normalen Lebensablaufes der Tiere dar.

Der Trainingsbeginn erfolgte bei den Tieren der Käfige 11, 1, 7, 9 und 13 am Ende der Säuglingsperiode und zu Beginn der Jugendzeit, bei den übrigen Tieren in der Jugendzeit (Käfig 10), Reifungsperiode (Käfige 4, 5, 6, 8) und Höhe des Lebens (Käfige 14, 15). Die Wildfänge des Käfigs 3 standen in der Höhe des Lebens bzw. am Beginn des reifen Alters (s. Tab. 1). Die am Übergang zwischen Jugendzeit und Reifungsperiode stehenden Tiere liefen am besten. Nach Trainingsabschluß hatten fast alle Tiere ihre entsprechende physiologische Altersstufe erreicht (Ausnahmen: T 175, T 145, T 129, T 131, T 135).

Die tägliche Laufzeit wurde wochenweise um 5 Minuten bis zu einer täglichen Gesamtlaufzeit von 25 Minuten gesteigert. Die Steigerung erfolgte, von einigen Schwankungen bei der Einstellung zu Trainingsbeginn abgesehen, regelmäßig. Die Tiere der Käfige 3, 14, 15, 8, 5, 6 und 4 verhielten sich bezüglich der Laufgeschwindigkeit einheitlich. Nach Erreichen einer gewissen Höchstgeschwindigkeit ließen alle Tiere dieser Gruppe nach der dritten Laufwoche in ihrer Leistung nach. Zu Beginn der vierten Laufwoche hatten sie sich jedoch so weit erholt, daß die Laufgeschwindigkeit erneut gesteigert werden konnte. Sie erreichte bei Trainingsende ihren Höhepunkt.

Die Tiere der Käfige 10, 13, 9, 7, 1 und 11 zeigten ein abweichendes Verhalten. Die tägliche Laufzeit konnte – entsprechend der Jugend der Tiere – nur langsam gesteigert werden. Im Gegensatz zur ersten Tiergruppe ließ sich die Laufgeschwindigkeit linear erhöhen.

Die Tiere der Käfige 4, 9, 5, 8, 14, 6 und 10 ließen in der 7. Laufwoche deutlich in ihrer Leistung (km/Woche) nach. Während sich die meisten Tiere wieder so weit erholten, daß in der 8. Laufwoche

der alte Leistungsstand erreicht oder sogar überboten werden konnte, war dies bei den Tieren des Käfigs 5 nicht mehr der Fall.

Bei den Tieren der Käfige 15, 11, 7 und 1 ließ die Leistung (km/Woche) schon nach der 3. Laufwoche nach. Die Krise hielt bei den Tieren der Käfige 11, 7 und 1 etwa 14 Tage an. Dann konnte die Laufleistung langsam wieder über das alte Maß hinaus gesteigert werden. Eine Ausnahme hiervon machten die Tiere des Käfigs 15. Diese Tiere zeigten einen Leistungsabfall von der 3. Woche ab und konnten in den darauffolgenden Wochen ihr altes Leistungsniveau nicht mehr erreichen. Das Ergebnis der 8. Laufwoche ist für diese Tiere nicht verwertbar, da sie hier nur einen Tag liefen.

Die Tiere liefen täglich, mit sonntäglichen Ruhepausen. Zusätzliche Ruhetage erhielten die Tiere, die sich beim Laufen zu stark erschöpften, oder weibliche Tiere, die gerade geworfen hatten. Je nach Alter der Tiere betrug die Gesamtlaufstrecke 15 bis 18 Kilometer bei einer Gesamtlaufzeit von 12 bis 16 Stunden. Bei Trainingsende hatten die Tiere eine durchschnittliche Laufgeschwindigkeit von 25 m/min, was als ausgesprochen schnell angesehen werden muß. Trainings- und Kontrolltiere wurden während des Trainings wöchentlich gewogen, um ein Übertraining an Hand des Gewichtsverlaufes zu erkennen.

Die Gewichtskontrolle bei Trainingsende ergab folgendes: 17 Trainingstiere hatten im Vergleich zu den Kontrolltieren deutlich an Gewicht zugenommen, 4 Tiere dagegen abgenommen (1 Männchen, 3 Weibchen). 5 Tiere waren durch vorhandene Graviditäten nicht exakt zu beurteilen. Zwei Trainingstiere (T 126 und T 156) mußten praktisch als Kontrollen gelten, da bei diesen das Training nach kurzer Zeit abgebrochen werden mußte. Eine weitere Ausnahme machten die Tiere des Käfigs 8. Hier handelte es sich um sehr fette und träge Tiere, die durch das Training zunächst stark an Gewicht verloren, dieses später wieder aufholten, ohne jedoch den Ausgangswert zu erreichen. Eine Aussage darüber zu treffen, in welchem Maße das Fett der Tiere abgebaut bzw. die Muskelmasse durch Training zugenommen hat, ist nicht möglich. Abweichend verhielten sich auch die Tiere des Käfigs 11. Diese Trainingstiere waren ausgesprochen schlechte Läufer. Sie nahmen im Vergleich zu den Kontrolltieren deutlich an Gewicht ab. Die Ursache hierfür dürfte in dem schon am Ende der Säuglingsperiode liegenden Trainingsbeginn zu suchen sein.

Das Körpergewicht der Trainingstiere hat gegenüber den



Kontrolltieren zugenommen, ebenso das Gewicht des Herzmuskels. Wäre dies nicht der Fall, dann müßte sich das relative Herzgewicht gegenüber dem der Kontrolltiere verändern. Von einigen Ausnahmen abgesehen (T 161, T 152, T 140, T 173) verhielt sich jedoch das relative Herzgewicht der Trainingstiere ebenso wie das der Kontrolltiere. Dieser Befund bestätigt die Untersuchungsergebnisse von H. Stieve (1943) über Muskelleistung und Herzgröße bei verschiedenen Tierarten. Das relative Herzgewicht der Wildfänge ist offenbar größer als das der Zuchttiere (s. a. Stieve). Nach der Hesseschen Reihenregel (1921) nimmt innerhalb einer Art mit zunehmendem Körpergewicht der Wert für das relative Herzgewicht ab; auch die Wanderratte unterliegt dieser Reihenregel.

### Normales Haemogramm (Tab. 2)

Die Erythrozyten sind bikonkav, ihr Durchmesser beträgt von der 6. bis 7. Lebenswoche an durchschnittlich  $6,6 \mu$  ( $5,9 - 7$ ). Polychromasie des roten Blutbildes ist üblich; Anisozytose kommt relativ häufig vor. Normoblasten kreisen vereinzelt im peripheren Blut. Der absolute Erythrozytenwert beträgt im Mittel 7,73 Millionen. Der Haemoglobingehalt liegt bei 91,4% Hb bzw. bei 14,6g% Hb. Der mittlere Haemoglobingehalt der einzelnen Erythrozyten beträgt  $18,8 \mu\text{g}$ . Die Oberflächenzahlenwerte ermittelte Lange (1919). Angaben über die Haemolyse bei der grauen Ratte finden sich bei Schulz und Krüger (1925).

Die Leukozytenwerte schwanken erheblich (3300–13900). Eine gesetzmäßige Verteilung innerhalb bestimmter Entwicklungsperioden läßt sich nicht feststellen. Die neutrophilen Granulozyten sind sehr fein granuliert; die eosinophilen weisen ringförmige Kerne auf. Basophil granulierte Zellen sind sehr selten. Es handelt sich um ein vorwiegend lymphozytäres weißes Blutbild, bei dem die kleinen Lymphozyten überwiegen. Neben stabförmigen und segmentkernigen Leukozyten sowie Monozyten sind vereinzelt Blutbindegewebszellen und „unreife“ Granulozyten zu finden. Kurloffsche Körperchen kommen sehr selten vor.

Thrombozyten sind von uns nicht gezählt worden; sie fanden sich nur in einem Falle auffällig vermehrt.

Im Haemogramm der Wanderratte sind die Altersunterschiede in den von uns erfaßten Lebensabschnitten (Jugendzeit bis einschließlich Höhe des Lebens) gering. Bei vorsichtiger Beurteilung finden wir mit zunehmendem Alter einen geringen Anstieg der Hb-Werte

Tabelle 2. Normales Haemogramm  
(Mittelwerte und Standardabweichungen bzw. Schwankungsbreiten)

	Insgesamt	♂	♀
Haemoglobin in % ...	91,4 (± 11,7)	90,6 (± 16,0)	92,0 (± 7,7)
Haemoglobin in g% ..	14,6 (± 2,0)	14,7 (± 2,6)	14,8 (± 1,4)
Hb <sub>E</sub> (μg) .....	18,8 (± 1,7)	18,3 (± 1,7)	19,2 (± 1,7)
Erythrozyten in Mill. ..	7,73 (± 0,8)	7,9 (± 1,1)	7,6 (± 0,5)
Leukozyten .....	6400 (± 2800)		
n. Unsegmentierte ....	ca. 0,5 (0 —3)	} ca. 2,0	
eos. Unsegmentierte ...	ca. 1,5 (0 —8)		
n. Segmentierte .....	12,0 (± 6,8)		
eos. Segmentierte ....	ca. 0,5 (0 —4)		
gr. Lymphozyten ....	24,0 (± 7,2)		
kl. Lymphozyten .....	54,0 (± 13,9)		
Monozyten .....	ca. 3,0 (0 —6)		
Retikulumzellen .....	ca. 1,3 (0 —4)		
Plasmazellen (lymph. et retik.) .....	ca. 0,3 (0 —3)		
Makrophagen .....	ca. 0,5 (0 —4)		
Promyelozyten } Myelozyten } Metamyelozyten }	} n. + eos ca. 1,0 (0 —4)		
Normoblasten.....			
Kurloffsche Körperchen	sehr selten		
basophile Granulozyten	sehr selten		

Kontrolltiere ♂ Nr. 168, 160, 167, 164, 138, 150, 121;

♀ Nr. 158, 174, 165, 176, 146, 128, 127, 137, 120, 123.

in % und g% sowie eine damit zusammenhängende geringe Zunahme der absoluten Erythrozytenwerte. Nach Lange sind die Oberflächenzahlen der Erythrozyten in emm bei jugendlichen Tieren infolge ihres intensiveren Stoffwechsels größer als bei erwachsenen. Die geringere Zahl an Erythrozyten in der Jugend wird durch ihre bedeutendere Größe ersetzt. Der Haemoglobingehalt und die Zahl der Erythrozyten steigen oder fallen nicht im gleichen Verhältnis (s. a. Lange); dadurch liegt der Hb<sub>E</sub>-Wert bei jugendlichen Tieren mit größerer Stoffwechselintensität etwas höher als bei Tieren auf der Höhe des Lebens.

Die absoluten Leukozytenwerte scheinen mit zunehmendem Alter ganz allmählich anzusteigen. Die Werte für die neutrophilen Unsegmentierten liegen in der Jugendzeit offensichtlich höher als

auf der Höhe des Lebens, dafür nehmen die neutrophilen Segmentierten auf der Höhe des Lebens zu. Makrophagen und Plasmazellen finden sich bei jugendlichen Tieren etwas häufiger als bei älteren.

Im roten Blutbild sind geringe Geschlechtsunterschiede angedeutet. Die Männchen haben etwas höhere absolute Erythrozytenwerte und einen geringfügig höheren  $Hb_E$ -Wert als die Weibchen; dagegen liegt der Hb-Wert in % und g% bei den Weibchen etwas höher als bei den Männchen. Die Unterschiede sind jedoch in Anbetracht der individuellen Schwankungsbreiten zu gering, als daß ihnen zunächst eine Bedeutung zuerkannt werden könnte. Die von uns im roten Blutbild andeutungsweise gefundenen Geschlechtsunterschiede gewinnen an Bedeutung, wenn man sie mit den von Lange gefundenen Ergebnissen vergleicht. Nach seinen Untersuchungen sind die Männchen (*Mus decumanus*) mit einem höheren Hb-Gehalt, einer größeren Blutkörperchenoberfläche und einer größeren absoluten Erythrozytenzahl ausgestattet als die Weibchen. Dieser Unterschied ist bei den wildlebenden Formen ausgeprägter. Lange deutet die Differenz der Befunde als eine Folge der Domestikation. Er unterstützt seine Ansicht durch einen Vergleich zwischen *Mus decumanus* und *Mus rattus* und schreibt hierüber: „Die Wanderratte zeigt ihre überwiegende Lebenskraft, die ihr eine Verdrängung der Hausratte ermöglicht hat, deutlich auch in ihrer Blutbeschaffenheit. Die Wanderratte hat etwa 3 Millionen Blutkörperchen (Erythrozyten, die Verf.) mehr und einen um fast 20 % höheren Haemoglobingehalt ...“

Im weißen Blutbild konnten wir keine Geschlechtsunterschiede feststellen.

Beim Vergleich zwischen dem Blutbild der Wanderratte und dem der Albinoratte muß man die beträchtlichen Unterschiede in der quantitativen Zusammensetzung des Zellbildes zwischen Ratten verschiedener Zuchten und innerhalb dieser zwischen den einzelnen Individuen berücksichtigen. Die qualitative Zusammensetzung des Blutes bei der Albinoratte (Schermer, 1954) stimmt im wesentlichen mit unseren eigenen Befunden überein. Alters- und Geschlechtsunterschiede treten jedoch bei der Wanderratte deutlicher in Erscheinung, während sie für die Albinoratte im allgemeinen abgelehnt werden. Dagegen vertritt Woenckhaus (1927) die Ansicht, daß auch bei der weißen Ratte der Hb-Gehalt und die Zahl der Erythrozyten mit steigendem Alter und Gewicht der Ratte zunehmen (vgl. auch Donaldson; Farris und Griffith). Nach

unseren Befunden scheinen bei der Wanderratte „unreife“ Zellen (Normoblasten, Myelozyten etc.), bei der Albinoratte neutrophile und eosinophile Granulozyten normalerweise häufiger vorzukommen.

### Normales Myelogramm (Sternum) (Tab. 3)

Die Knochenmarksausstriche zeigen neben allen im strömenden Blut vorkommenden Zellen die einzelnen differenzierten Vorstufen der erythro- und leukopoetischen Reihe. Die größte Mitosenzahl findet sich bei den Makroblasten. In der erythropoetischen Reihe überwiegen die Normoblasten, in der leukopoetischen die neutrophilen Myelozyten. Die eosinophilen Zellen des Knochenmarkes zeichnen sich vor allem in den jüngeren Stadien durch eine auffallend grobe und dichte Granulierung aus; ihre Kerne sind ringförmig. Basophil granulierte Zellen und Knochenmarkriesenzellen sind sehr selten. Bindegewebszellen (Retikulumzellen, Plasma-

Tabelle 3. Normales Myelogramm  
(Mittelwerte und Standardabweichungen bzw. Schwankungsbreiten)  
(beide Geschlechter)

Proerythroblasten ....	1,6(± 0,4)	
Makroblasten .....	12,2(± 2,3)	
Normoblasten .....	32,2(± 3,9)	
Myeloblasten .....	2,3(± 0,7)	
Promyelozyten .....	3,0(± 1,1)	
n. Myelozyten .....	14,1(± 2,1)	
eos. Myelozyten .....	1,0(± 0,5)	
n. Metamyelozyten ....	6,3(± 1,0)	
eos. Metamyelozyten...	1,0(± 0,3)	
n. Unsegmentierte ....	17,5(± 1,6)	
eos. Unsegmentierte ...	ca. 0,6(0 —1,8)	
n. Segmentierte .....	4,8(± 1,6)	
eos. Segmentierte ....	ca. 0,2(0 —0,7)	
Monozyten .....	sehr selten	
Lymphozyten .....	ca. 0,1(0 —0,4)	
Plasmazellen (lymph. et retik.) .....	1,0(± 0,5)	} ca. 2,3
Retikulumzellen .....	1,3(± 0,6)	
Megakaryozyten .....	ca. 8 auf 1000	
basophile Granulozyten	sehr selten	

Kontrolltiere ♂ Nr. 168, 160, 167, 164, 138, 150, 121;

♀ Nr. 158, 174, 165, 176, 146, 128, 127, 137, 120, 123.



zellen) kommen in allen Ausstrichen vor. Der Anteil der Monozyten und Lymphozyten am Myelogramm ist äußerst gering. Kugelhäufenzellen sind von uns im Gegensatz zu Lauda und Flaum (1929, Albinoratte) nicht gefunden worden.

Das normale Myelogramm zeigt in der Jugendzeit bis einschließlich Höhe des Lebens eine nahezu konstante Zusammensetzung mit einer relativ geringen Schwankungsbreite. Allenfalls sind auf der Höhe des Lebens die Promyelozyten, die neutrophilen Unsegmentierten und die Lymphozyten gering vermehrt. Geschlechtsunterschiede in der Zusammensetzung des Zellbildes konnten wir nicht feststellen.

Flaum (1931) fand, daß die eosinophilen Myelozyten im Knochenmark der weißen Ratte weit zahlreicher vorkommen, als es dem prozentualen Verhältnis im Blut entspricht; sie stellen etwa die Hälfte aller Myelozyten dar. Dieser Befund fehlt bei unseren Tieren im Myelogramm, ist aber im Splenogramm zu finden. Das Myelogramm der Albinoratte (Toeppner, 1942) weist sonst keine Unterschiede gegenüber dem der Wanderratte auf.

#### Normales Splenogramm (Tab. 4)

Wir haben alle Zellen der leukopoetischen Reihe unter dem Begriff „Myelozyten“ zusammengefaßt, da eine Unterscheidung in Promyelozyten, Myelozyten und Metamyelozyten am histologischen Schnitt nicht immer einwandfrei gelingt. Das gleiche gilt für die Zellen der erythropoetischen Reihe (Proerythroblasten, Makroblasten, Normoblasten), die wir unter der Bezeichnung „Erythroblasten“ zusammenfaßten. Die Lymphozyten konnten wegen ihrer großen Zahl nicht berücksichtigt werden. Unberücksichtigt blieben ferner die reichlich vorhandenen Retikulumzellen sowie vereinzelt vorkommende Plasmazellen. Trotz dieser Einschränkung sind wir, wie der Vergleich zwischen dem normalen Splenogramm und dem der Trainingstiere zeigt, zu guten Resultaten gekommen. Die Blutbildungsstätten liegen in der Mehrzahl der Fälle in Form von Zellnestern in der roten Milzpulpa. Um eine annähernd gleichmäßige Verteilung zu erreichen, sind deshalb histologische Schnitte aus verschiedenen Regionen der Milz untersucht worden.

Die Milz der Wanderratte ist bis zu Beginn der Höhe des Lebens ausgeprägt haematopoetisch. Danach wird diese Tätigkeit erheblich eingeschränkt. In der Übergangszeit von der Reifungsperiode zur

Tabelle 4. Normales Splenogramm  
(Mittelwerte und Standardabweichungen bzw. Schwankungsbreiten)

		Insgesamt	♂	♀
Erythroblasten	Jz	23,8(± 14,0)	33,7 (± 14,0)	15,6 (± 8,5)
Erythroblasten	HdL	3,3(± 2,5)	3,3 (± 3,5)	3,3 (± 1,0)
n. Myelozyten	Jz	3,0(± 2,4)		
n. Myelozyten	HdL	ca. 0,2(0 —0,6)		
eos. Myelozyten	Jz	10,0(± 4,5)	11,5 (± 7,9)	8,4 (± 2,8)
eos. Myelozyten	HdL	ca. 0,3(0 —1 )	0,7 (± 0,4)	< 0,1
n. Unsegmentierte	Jz	1,0(± 0,6)		
n. Unsegmentierte	HdL	ca. 0,3(0 —1,4)		
eos. Unsegmentierte	Jz	2,3(± 1,0)		
eos. Unsegmentierte	HdL	ca. 0,7(0 —1,6)		
n. Segmentierte	Jz	21,7(± 7,7)		
n. Segmentierte	HdL	56,3(± 10,6)		
eos. Segmentierte	Jz	33,2(± 12,2)		
eos. Segmentierte	HdL	32,8(± 8,7)		
Kugelhauenzellen	Jz	ca. 1,0(0 —3,8)	<div style="display: flex; align-items: center; justify-content: center;"> <div style="font-size: 3em; margin-right: 10px;">}</div> <div> Jz ca. 4,5 HdL ca. 3,0 </div> </div>	
Kugelhauenzellen	HdL	ca. 0,4(0 —1,2)		
Megakaryozyten	Jz	2,8(± 1,6)		
Megakaryozyten	HdL	0,7(± 0,5)		
Makrophagen	Jz	ca. 0,8(0 —2,6)		
Makrophagen	HdL	ca. 2,0(0 —6,8)		
basoph. Granulozyten		keine		

Kontrolltiere ♂ Nr. 168, 177, 160, 167, 170, 164, 147, 138, 150, 121;

♀ Nr. 158, 174, 165, 166, 169, 176, 146, 128, 137, 120, 123

Höhe des Lebens finden sich stärkere individuelle Schwankungen, da die Einschränkung der Haematopoese bei den einzelnen Tieren zeitlich etwas unterschiedlich auftritt; die Granulopoese offenbar etwas früher als die Erythropoese. Wir haben deshalb zur Ermittlung der Mittelwerte im Splenogramm eine Unterteilung in verschiedene Altersgruppen vorgenommen (s. Tab. 1).

Die Zellen teilen sich lebhaft (etwa 20 Mitosen auf 1000 Zellen). Die Granulozytenreihe umfaßt neben neutrophilen vorwiegend eosinophile „Myelozyten“. Unsegmentierte Leukozyten kommen regelmäßig vor; auch hier überwiegen die eosinophilen Zellen. Basophil granulierten Zellen sind von uns nicht gefunden worden. Die Unsegmentierten nehmen ebenso wie die „Myelozyten“ zu Beginn der Höhe des Lebens erheblich ab, während dementsprechend die segmentierten Leukozyten mit steigendem Alter stark zunehmen. Die eosinophilen Segmentierten sind in den verschie-

denen Altersstufen gleich verteilt. Alle eosinophilen Zellen zeigen eine auffallend grobe, teilweise schollige Granulierung. Ringförmige Kerne sind seltener als im Knochenmark.

Die „Erythroblastenbildung“ ist in der Jugendzeit noch lebhaft im Gange und wird zu Beginn der Höhe des Lebens stark reduziert.

Makrophagen, teilweise mit Erythrozyten und bläulich gefärbten Zelltrümmern beladen, finden sich in fast allen Schnitten, besonders bei älteren Tieren. Megakaryozyten und Kugelhaufenzellen kommen bei jugendlichen Tieren häufiger vor als bei älteren.

Das normale Splenogramm zeigt Geschlechtsunterschiede. Die Zahl der „Erythroblasten“ ist in der Jugendzeit, die der eosinophilen „Myelozyten“ in allen Altersstufen bei den Männchen höher als bei den Weibchen.

Vergleiche zwischen dem normalen Splenogramm der Albinoratte und dem der Wanderratte sind nicht möglich, da hierfür hinreichende Literaturangaben fehlen.

Die absoluten und relativen Milzgewichte der Weibchen sind in allen Altersstufen größer als die der Männchen. Bei der Errechnung der Mittelwerte findet man eine ständige Abnahme der Relativgewichte. Die relativen Milzgewichte stimmen größenordnungsmäßig etwa mit denen der Albinoratte überein (Jackson, 1913; Hatai, 1913; Donaldson, 1924). Geschlechtsunterschiede sollen nach Jackson nach der ersten Lebenswoche bei der Albinoratte nicht mehr bestehen, nach Hatai sind sie vorhanden. Der Relativwert für die Milz der Albinoratte ist im Gegensatz zur Wanderratte im späteren Alter ziemlich konstant. Bei diesen Feststellungen ist jedoch zu berücksichtigen, daß das Milzgewicht der Ratte neben größeren individuellen Schwankungen auch starke Abweichungen von der Hesseschen Reihenregel aufweist (s. Tab. 8).

Die zentrale Stellung der lymphatischen Organe einschließlich der Milz für die quantitative und qualitative Blutzusammensetzung geht allein daraus hervor, daß wir es bei der Wanderratte mit einem vorwiegend lymphozytären Blutbild (ca. 80 %) zu tun haben. Es ist bemerkenswert, daß die eosinophilen „Myelozyten“ bzw. Granulozyten im Splenogramm weit zahlreicher sind, als es dem prozentualen Verhältnis der eosinophilen Granulozyten im Blut entspricht. Leider läßt sich dieser Befund durch unsere Untersuchungen nicht klären. Theoretisch wäre u. a. an eine Umwandlung der eosinophilen Granula in neutrophile, an einen gewebs-

eigenen Verbrauch dieser Zellen zu denken. Die Männchen haben im normalen Splenogramm in der Jugendzeit mehr „Erythroblasten“ als die Weibchen, was sich im Hämogamm erst auf der Höhe des Lebens deutlicher bemerkbar macht.

Mit Beginn der Höhe des Lebens wird die Erythro- und Leukopoese in der Milz fast ganz eingestellt. Das könnte bedeuten, daß von diesem Zeitpunkt an das Knochenmark den Ausfall kompensieren müßte. Das Myelogramm läßt jedoch ebenso wie das Haemogramm ein signifikantes Geschehen in dieser Richtung vermissen.

Die Milz der Wanderratte ist auf Grund ihres histologischen Baues (spärliche glatte Muskulatur in Milzkapsel und Trabekeln, stärkerer Anteil der weißen Pulpa, relativ und absolut kleine Milzgewichte) und ihres physiologischen Verhaltens (Lauda, 1933) typologisch eine Abwehr- bzw. Stoffwechselmilz (v. Herrath, 1935) und besitzt daher keinen kreislaufwirksamen Erythrozytenspeicher (Lintzel, 1931; Lauda, 1933; v. Herrath, 1947, 1955). Sie ist als phylogenetisch ältere schon in früher Jugend ausdifferenziert, im Gegensatz zur Speichermilz, die sich erst postnatal voll entwickelt (v. Herrath, 1947).

Vergleichende Untersuchungen über die typologischen Relationen zwischen Haemo-, Myelo- und Splenogramm bei Tieren mit extremer Speicher- (Hund) und Abwehrmilz (Kaninchen) liegen bisher nur von Richter vor. Die Befunde seiner Arbeit sowie die vorliegenden Untersuchungen deuten auf den funktionellen Antagonismus zwischen Speicher- und Stoffwechselmilz hin, der sich somit auch in der Morphologie des Blutes und der blutbildenden Organe bemerkbar zu machen scheint. Es sei in diesem Zusammenhang erwähnt, daß die in ihrem Feinbau und ihrer Funktion sich voneinander unterscheidenden Abwehr- und Speichermilzen auch in ihrer feineren Innervation charakteristisch differieren (Harting, 1952; Lentz, 1952; Noerthen, 1955; Tischendorf, 1956). Zur Erhärtung dieser Auffassung sind jedoch noch ausgedehnte vergleichende haematologische Untersuchungen erforderlich.

#### Trainings-Haemogramm (Tab. 5, 5a)

Von den Trainingstieren haben 60 % mit einer starken Linksverschiebung im Blut reagiert, die bei den restlichen Tieren ausblieb. Wir haben deshalb die Trainingstiere in zwei Gruppen eingeteilt und werden diese getrennt besprechen.



Gruppe I<sup>1</sup>

Die Haemoglobinwerte in % und g% sind im Vergleich zu den Kontrolltieren bei beiden Geschlechtern um durchschnittlich 8 % bzw. 1,5 g% abgesunken. Der mittlere Haemoglobingehalt der einzelnen Erythrozyten (Hb<sub>E</sub>) hat sich dagegen verbessert, und zwar bei den Männchen um 2,2  $\mu\text{g}$ , bei den Weibchen um 6,3  $\mu\text{g}$ . Die Verbesserung wird dadurch erreicht, daß die absoluten Erythrozytenwerte nicht im gleichen Maße sinken wie die Hb-Werte. Die Verminderung der absoluten Erythrozytenzahlen beträgt bei beiden Geschlechtern durchschnittlich 1,5 bis 2 Millionen. Der im normalen Haemogramm auftretende geringe Geschlechtsunterschied zugunsten

Tabelle 5. Trainings-Haemogramm Gruppe I  
(Mittelwerte und Standardabweichungen bzw. Schwankungsbreiten)

	Insgesamt	♂	♀
Haemoglobin in % ...	83,4 ( $\pm$ 7,3)	82,0 ( $\pm$ 4,3)	84,2 ( $\pm$ 9,8)
Haemoglobin in g% ...	13,3 ( $\pm$ 1,1)	13,1 ( $\pm$ 0,8)	13,6 ( $\pm$ 1,7)
Hb <sub>E</sub> ( $\mu\text{g}$ ) .....	22,5 ( $\pm$ 3,8)	20,5 ( $\pm$ 1,9)	25,5 ( $\pm$ 4,3)
Erythrozyten in Mill. ...	6,51 ( $\pm$ 0,8)	6,55 ( $\pm$ 0,7)	5,44 ( $\pm$ 0,4)
Leukozyten .....	6700 ( $\pm$ 4700)		
n. Unsegmentierte .....	ca. 2,2(0 — 5,5)	ca. 7,0	
eos. Unsegmentierte ...	ca. 1,6(0 — 4,0)		
n. Segmentierte .....	15,5( $\pm$ 11,9)		
eos. Segmentierte .....	sehr selten		
gr. Lymphozyten .....	22,0( $\pm$ 7,5)		
kl. Lymphozyten .....	34,0( $\pm$ 13,1)		
Monozyten .....	ca. 3,6(0 — 9,0)		
Retikulumzellen .....	ca. 4,1(0 — 12,0)		
Plasmazellen (lymph. et retik.) .....	ca. 2,3(0 — 8,0)		
Makrophagen .....	ca. 0,5(0 — 2,0)		
Promyelozyten .....	ca. 0,5(0 — 2,0)	ca. 9,0	
n. Myelozyten .....	6,0( $\pm$ 1,2)		
eos. Myelozyten .....	sehr selten		
n. Metamyelozyten ...	ca. 2,4(0 — 7,5)		
eos. Metamyelozyten...	sehr selten		
Normoblasten .....	ca. 1,2(0 — 5,0)		
Kurloffsche Körperchen	ca. 0,7(0 — 3,0)		
basophile Granulozyten	keine		

<sup>1</sup> Tiere Nr. 163, 157, 161, 172, 136, 151, 125 — männlich; Nr. 159, 162, 144, 135, 130 — weiblich.

der Männchen ist hier ausgeprägter. Gleichzeitig findet eine vermehrte Ausschüttung von Normoblasten statt, die im normalen Blutbild nur vereinzelt auftreten. Die Altersveränderungen sind die gleichen wie im normalen Haemogramm.

Im weißen Blutbild besteht eine starke Linksverschiebung mit vermehrtem Auftreten von „unreifen“ Zellen bis zu den Promyelozyten. Der Anteil dieser Zellen (Promyelozyten, Myelozyten, Metamyelozyten) ist gegenüber der Norm um fast das Achtfache gestiegen, auch haben sich die neutrophilen Unsegmentierten um etwa das Vierfache vermehrt. Gleichzeitig tritt eine Abnahme der Lymphozyten (vorwiegend der kleinen Lymphozyten) um etwa ein Viertel ein, während die Monozyten geringfügig zunehmen. Abweichend vom normalen Haemogramm findet sich außerdem eine Zunahme der Blutbindegewebszellen um etwa das Dreifache sowie eine beträchtliche Vermehrung der Thrombozyten in den einzelnen Ausstrichen.

### Gruppe II<sup>1</sup>

Der Haemoglobinwert in % ist in dieser Gruppe gegenüber den Kontrolltieren deutlich angestiegen: bei den Männchen um 13 % Hb, bei den Weibchen um 5 % Hb. Der Haemoglobingehalt in g% zeigt ein ähnliches Verhalten. Hier beträgt die Zunahme bei den Männchen 2 g%, bei den Weibchen 1 g%. Der mittlere Haemoglobingehalt der einzelnen Erythrozyten ( $Hb_E$ ) zeigt ebenfalls eine Verbesserung gegenüber der Norm, und zwar bei den Männchen um 2  $\mu\mu\text{g}$ , bei den Weibchen um 3,5  $\mu\mu\text{g}$ .

Die absoluten Erythrozytenwerte halten sich an der oberen Grenze der Norm, deuten also eine zunehmende Tendenz an. Normoblasten fehlen in der Gruppe II völlig.

Im weißen Blutbild ist die vorher beschriebene starke Linksverschiebung ausgeblieben. Die neutrophilen Segmentierten sind dafür um die Hälfte vermehrt. Außerdem nehmen die kleinen Lymphozyten ( $\delta$ ) und Monozyten ( $\varphi$ ) gering, die Blutbindegewebszellen etwas stärker ab.

Aus diesen Befunden folgt ein vermehrter Verbrauch älterer Blutzellen infolge der Trainingsbelastung. Ihre Eliminierung, vor allem der Erythrozyten, erfolgt in der Milz, wo dementsprechend die Zahl der Makrophagen angestiegen ist, während sie im Kontroll- und

---

<sup>1</sup> Tiere Nr. 148, 142, 139, 132 — männlich; Nr. 173, 145, 131, 133 — weiblich.

Tabelle 5a. Trainings-Haemogramm Gruppe II  
(Mittelwerte und Standardabweichungen bzw. Schwankungsbreiten)

	Insgesamt	♂	♀
Haemoglobin in % ...	101,7 ( $\pm$ 10,5)	104,0 ( $\pm$ 9,9)	97,7 ( $\pm$ 11,0)
Haemoglobin in g% ..	16,3 ( $\pm$ 1,0)	16,7 ( $\pm$ 1,5)	15,6 ( $\pm$ 1,7)
Hb <sub>E</sub> ( $\mu$ g) .....	21,3 ( $\pm$ 1,8)	20,6 ( $\pm$ 1,5)	22,6 ( $\pm$ 1,8)
Erythrozyten in Mill. ..	7,75 ( $\pm$ 1,0)	7,97 ( $\pm$ 0,2)	7,14 ( $\pm$ 1,1)
Leukozyten .....	5700 ( $\pm$ 1600)		
n. Unsegmentierte .....	ca. 0,5(0 —2,0)	ca. 1,0	
eos. Unsegmentierte ...	ca. 1,0(0 —3,0)		
n. Segmentierte .....	18,6 ( $\pm$ 8,6)		
eos. Segmentierte .....	sehr selten		
gr. Lymphozyten .....	25,4 ( $\pm$ 4,7)		
kl. Lymphozyten .....	45,9 ( $\pm$ 4,0)		
Monozyten .....	2,5 ( $\pm$ 1,6)		
Retikulumzellen .....	ca. 0,5(0 —4,0)		
Plasmazellen (lymph. et retik.) .....	sehr selten		
Makrophagen .....	ca. 0,5(0 —1,0)		
Promyelozyten .....	< 0,5		
n. Myelozyten .....			
eos. Myelozyten .....			
n. Metamyelozyten ....			
eos. Metamyelozyten...			
Normoblasten .....			
Kurloffsche Körperchen	sehr selten		
basophile Granulozyten	keine		

Trainings-Haemogramm gleichbleibt. Haemosiderinablagerungen sind bei den Trainingstieren viel häufiger als bei den Kontrolltieren. Die verbrauchten Zellen werden durch jüngere, „unreife“ Zellen ersetzt, die bei der Wanderratte aus der Milz und nicht aus dem Knochenmark stammen dürften. Hierfür lassen sich mehrere Gründe anführen: Das Myelogramm der Trainingstiere zeigt eine beginnende Linksverschiebung (Markhemmung) und nicht wie sonst erforderlich eine vermehrte Zellneubildung. Dementsprechend bleibt auch die Zahl der Retikulumzellen im Trainings-Myelogramm im Vergleich zu den Kontrollen konstant. Die Retikulumzellen im Trainings-Haemogramm der Gruppe I sind aber gegenüber der Norm etwa verdreifacht. Sie müssen also von einer anderen Stelle als vom Knochenmark her in das Blut eingeschwemmt worden sein. Der Grund hierfür dürfte in der Milz zu suchen sein, da die Haemato-

poese in der Milz durch das Lauftraining entweder verstärkt oder im vollen Umfange wieder in Gang gekommen ist. Das Relativgewicht der Rattenmilzen der Gruppe I ist am größten. Das ist ein weiterer Hinweis dafür, daß hier die Zellneubildung am lebhaftesten ist.

Die Stoffwechsel- bzw. Abwehrmilz der Wanderratte besitzt keinen kreislaufwirksamen Erythrozytenspeicher. So wird es verständlich, daß die lang anhaltende Arbeitsbelastung durch das Lauftraining nur ganz allmählich zu einer Anpassung an den vermehrten Erythrozytenverbrauch führt.

Haben sich die Lauftiere langsam, individuell verschieden, an die Arbeitsbelastung angepaßt, dann erhält man ein Trainings-Haemogramm, wie es die Gruppe II zeigt: Zunahme der Hb-Werte in % und g% sowie in geringerem Maße auch der absoluten Erythrozytenzahlen und stärker der Hb<sub>E</sub>-Werte; Fehlen der Linksverschiebung und damit auch „unreifer“ Zellen; geringe Abnahme der Lymphozyten, Monozyten und Blutbindegewebszellen; Vermehrung der neutrophilen Segmentierten.

Die Gründe dafür, warum die Tiere der Gruppe I anders reagiert haben als die der Gruppe II, sind uns unbekannt. Alters- und Geschlechtsunterschiede kommen hierfür nicht in Frage, da das Verhältnis zwischen Gruppe I und Gruppe II in jedem Falle 1:1 ist. Auch die Analyse des Lauftrainings gibt keine Erklärung hierfür ab. Inwieweit konstitutionelle Unterschiede eine Rolle spielen, läßt sich nicht entscheiden. Die verschiedenen Reaktionsgruppen I und II des Trainings-Haemogramms markieren sich nicht im Myelo- und Splenogramm der Trainingstiere (Ausnahme: relatives Milzgewicht der Gruppe I). Demnach dürfte die differente Reaktion an außerhalb der haematopoetisch tätigen Organe gelegenen Orten eintreten.

Über die Trainingswirkungen auf das Blut liegen zahlreiche Veröffentlichungen vor (Herxheimer, 1924; Egoroff, 1925, 1926; Arnold, 1933; Thörner, 1936, 1949, 1956; Vogels, 1937; Prokop, 1956 u.a.). Die Untersuchungen betreffen aber vor allem den Menschen und weniger Versuchstiere. Zudem sind in diesen Arbeiten nur die Haemogramme, nicht jedoch gleichzeitig die Myelo- und Splenogramme untersucht worden. Auch blieben die unterschiedlichen Milztypen (Stoffwechsel- bzw. Speichermilz) unberücksichtigt. Wir haben daher auf eine Auswertung dieser Arbeiten verzichten müssen.



## Trainings-Myelogramm (Tab. 6)

Die für das Trainings-Haemogramm getroffene Unterteilung in zwei Reaktionsgruppen ist hier überflüssig, da alle Trainingstiere im Myelogramm gleichwertige Befunde aufweisen. Die im Myelogramm durch das Lauftraining hervorgerufenen Veränderungen sind vergleichsweise zum Haemo- und Splenogramm äußerst geringfügig. Wir finden lediglich eine geringe Zunahme der Promyelozyten, der eosinophilen Myelozyten und andeutungsweise der neutrophilen Metamyelozyten sowie eine geringe Abnahme der neutrophilen Segmentierten. Die Lymphozyten sind etwas häufiger als im normalen Myelogramm.

Die Altersveränderungen sind die gleichen wie im normalen Myelogramm, bestenfalls hat die Zahl der Proerythroblasten mit steigendem Alter etwas zugenommen. Signifikante Geschlechtsunterschiede sind auch im Trainings-Myelogramm nicht zu finden.

Tabelle 6. Trainings-Myelogramm

(Mittelwerte und Standardabweichungen bzw. Schwankungsbreiten)  
(beide Geschlechter)

Proerythroblasten ....	1,6(± 0,3)		
Makroblasten .....	13,0(± 3,1)		
Normoblasten .....	32,0(± 4,3)		
Myeloblasten .....	2,5(± 0,7)		
Promyelozyten .....	3,4(± 1,4)		
n. Myelozyten .....	14,4(± 2,4)		
eos. Myelozyten .....	1,3(± 0,6)		
n. Metamyelozyten ....	6,7(± 1,4)		
eos. Metamyelozyten...	1,0(± 0,5)		
n. Unsegmentierte .....	16,6(± 3,2)		
eos. Unsegmentierte ...	ca. 0,4(0 —1,1)		
n. Segmentierte .....	3,8(± 1,0)		
eos. Segmentierte .....	ca. 0,2(0 —0,8)		
Monozyten .....	sehr selten		
Lymphozyten .....	ca. 0,3(0 —1,2)		
Plasmazellen (lymph. et retik.) .....	1,0(± 0,7)	} 2,5 (0,4—7,8)	
Retikulumzellen .....	1,6(± 0,9)		
Megakaryozyten .....	ca. 8 auf 1000		
basophile Granulozyten	sehr selten		

Trainingstiere ♂ Nr. 163, 157, 161, 172, 148, 136, 142, 139, 151, 152, 132, 125, 153;

♀ Nr. 159, 162, 173, 145, 144, 135, 131, 133, 130.

Die Befunde des Trainings-Myelogramms deuten in ihrer Gesamtheit auf eine beginnende Linksverschiebung (Markhemmung) hin. Sie bieten keinerlei Anhalt für die Trainingsveränderungen des Haemogramms. Eine Erklärung für die beginnende Markhemmung könnte der durch das Lauftraining bewirkte Hypersplenismus sein, der zu einer Markhemmung führen kann.

### Trainings-Splenogramm (Tab. 7)

Das Trainings-Splenogramm ist gegenüber der Norm weitgehend verändert. Eine Unterteilung in zwei Reaktionsgruppen wie beim Haemogramm haben wir auch hier fallenlassen müssen, da zwischen beiden Gruppen kein deutlicher Unterschied vorhanden ist. Die

Tabelle 7. Trainings-Splenogramm  
(Mittelwerte und Standardabweichungen bzw. Schwankungsbreiten)

		insgesamt	♂	♀
Erythroblasten <sup>1</sup>	Jz	18,8(± 8,8)	13,8 (± 3,8)	22,5 (± 9,5)
Erythroblasten <sup>1</sup>	HdL	9,9(± 4,7)	8,6 (± 4,3)	13,0 (± 4,7)
n. Myelozyten <sup>1</sup>	Jz	5,5(± 2,9)		
n. Myelozyten <sup>1</sup>	HdL	ca. 3,6(0—14,2)		
eos. Myelozyten	Jz	8,8(± 7,9)	5,3 (± 3,2)	11,2 (± 9,2)
eos. Myelozyten	HdL	ca. 3,3(0 —9,0)	ca. 3,5(0—9,0)	2,9 (± 1,2)
n. Unsegmentierte	Jz	2,1(± 1,0)		
n. Unsegmentierte	HdL	1,1(± 0,4)		
eos. Unsegmentierte	Jz	3,2(± 1,7)		
eos. Unsegmentierte	HdL	2,4(± 2,1)		
n. Segmentierte	Jz	28,2(± 14,4)		
n. Segmentierte	HdL	35,5(± 15,7)		
eos. Segmentierte	Jz	26,9(± 10,7)		
eos. Segmentierte	HdL	36,1(± 13,2)		
Kugelhauenzellen	Jz	ca. 1,3(0 —6,0)	<div style="display: flex; align-items: center; justify-content: center;"> <div style="font-size: 3em; margin-right: 10px;">}</div> <div> Jz ca. 6,0  HdL ca. 8,0 </div> </div>	
Kugelhauenzellen	HdL	ca. 1,4(0 —2,8)		
Megakaryozyten	Jz	3,0(± 2,4)		
Megakaryozyten	HdL	ca. 2,3(0 —5,0)		
Makrophagen	Jz	1,8(± 1,5)		
Makrophagen	HdL	ca. 4,5(0 —8,3)		
basoph. Granulozyten		keine		

Abkürzungen: Jz = Jugendzeit; HdL = Höhe des Lebens.

<sup>1</sup> Über die Bezeichnung Erythroblasten und Myelozyten siehe Text.

Trainingstiere ♂ Nr. 163, 157, 161, 172, 148, 136, 142, 156, 139, 151, 152, 132, 125;

♀ Nr. 159, 162, 173, 145, 144, 135, 131, 133, 154, 130, 155.

Alterseinteilung in Jugendzeit und Reifungsperiode einerseits und Höhe des Lebens andererseits hat sich jedoch wieder als notwendig erwiesen.

Eine verstärkte Blutzellbildung in der normalerweise zu diesem Zeitpunkt haematopoetisch tätigen Milz ist für die Jugendzeit und Reifungsperiode charakteristisch. Die Zellvermehrung ist für die neutrophilen Myelozyten und die neutrophilen Unsegmentierten erheblich, während die eosinophilen Unsegmentierten, die neutrophilen Segmentierten, die Kugelhaufenzellen, die Megakaryozyten und die Makrophagen an der oberen Grenze der Norm liegen. Etwas vermindert, aber noch im normalen Schwankungsbereich liegend, haben sich lediglich die eosinophilen Myelozyten und die eosinophilen Segmentierten. Der im normalen Splenogramm bei den eosinophilen Myelozyten in allen Lebensabschnitten erkennbare Geschlechtsunterschied zugunsten der Männchen geht im Trainings-Splenogramm in der Jugendzeit ohne ersichtlichen Grund verloren.

Die Erythropoese ist im Gegensatz zur Granulopoese etwas schwierig zu beurteilen, da der im normalen Splenogramm bestehende Geschlechtsunterschied zugunsten der Männchen im Splenogramm der Trainingstiere in das Gegenteil verwandelt wird. So findet sich jetzt bei den weiblichen Trainingstieren eine deutliche Verstärkung der Erythropoese, bei den Männchen dagegen eine Reduzierung der Normwerte um etwa 50 %. Hierbei ist jedoch die hohe Standardabweichung vom Mittelwert ( $\pm 14,0$ ) bei den männlichen Kontrolltieren zu berücksichtigen. Trotzdem deutet der Befund in seiner Gesamtheit auf eine Abnahme der „Erythroblasten“ im männlichen Trainings-Splenogramm hin. Eine Erklärung hierfür ist aus unserer Versuchsanordnung nicht zu geben.

Die Höhe des Lebens ist durch das Wiederingangkommen der normalerweise zu dieser Zeit stark reduzierten Haematopoese gekennzeichnet. Vergleicht man das Splenogramm der Kontrolltiere aus der Jugendzeit (!) mit dem der Trainingstiere aus der Höhe des Lebens (!), so unterscheiden sich beide nur dadurch, daß im Trainings-Splenogramm die Zahl der Makrophagen wesentlich höher als normal ist, die eosinophilen Myelozyten zwar vermehrt sind, ohne jedoch die Werte der Kontrolltiere zu erreichen. Die Granulopoese ist also durch das Lauftraining bei den Tieren auf der Höhe des Lebens wieder vollwertig in Erscheinung getreten. Die Erythropoese erreicht dagegen bei den Trainingstieren in der Höhe des Lebens nicht ganz die Ausmaße wie bei den jugendlichen Kon-

trollen. Die Weibchen haben mehr „Erythroblasten“ als die Männchen. Es handelt sich wahrscheinlich um eine absolute Zellzunahme, da sowohl das absolute als auch das relative Milzgewicht der Trainingstiere gegenüber den Kontrolltieren deutlich angestiegen ist (Tab. 8).

Tabelle 8. Milzgewichte der Kontrolltiere  
(Mittelwerte und Schwankungsbreiten)

Alter	Absolut in mg		Relativ ‰	
	♂	♀	♂	♀
Jz	342 (250—485)	361 (230—505)	3,6 (2,7—5,6)	4,1 (2,5—6,9)
HdL	430 (280—560)	497 (250—650)	2,0 (1,6—2,4)	3,0 (1,7—3,7)

Milzgewichte der Trainingstiere  
(Mittelwerte und Schwankungsbreiten)

Alter	Absolut in mg		Relativ ‰	
	♂	♀	♂	♀
Jz	422 (300—515)	523 (260—780)	4,3 (2,5—6,7)	5,8 (2,2—12,0)
HdL	535 (285—830)	617 (320—915)	2,4 (1,3—3,9)	3,8 (2,3—5,4)

### Ergebnisse

Die Untersuchungen über das normale Haemo-, Myelo- und Splenogramm der Wanderratte führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Mit zunehmendem Alter steigen Erythrozytenzahl und Haemoglobinwert in % und g% gering an. Der Hb<sub>E</sub>-Wert ist bei jugendlichen Tieren infolge ihrer größeren Stoffwechselintensität größer. Normoblasten kreisen ganz vereinzelt im Blut. Geschlechtsunterschiede sind im roten Blutbild angedeutet, aber nicht signifikant.

2. Das weiße Blutbild ist vorwiegend lymphozytär (ca. 80 %). Neben den üblichen Blutzellen kommen normalerweise vereinzelt Zellen der myeloischen Reihe und Blutbindegewebszellen vor. Makrophagen, Plasmazellen und unsegmentierte Granulozyten sind bei jugendlichen, segmentierte Granulozyten bei älteren Tieren häufiger.



3. Das Myelogramm zeigt in allen von uns untersuchten Lebensabschnitten eine nahezu konstante Zusammensetzung. Alters- und Geschlechtsunterschiede ließen sich nicht feststellen.

4. Die Milz der Wanderratte ist bis zu Beginn der Höhe des Lebens haematopoetisch tätig. Danach wird die Haematopoese fast ganz eingestellt. Daher ist das Splenogramm in den einzelnen Lebensabschnitten verschieden. In der Übergangszeit finden sich stärkere individuelle Schwankungen, da die Einstellung der Haematopoese zeitlich unterschiedlich erfolgt; die Granulopoese offenbar etwas früher als die Erythropoese. Dieser Befund markiert sich nicht im Haemo- und im Myelogramm.

5. Die eosinophilen „Myelozyten“ bzw. Granulozyten kommen im Splenogramm weit zahlreicher vor, als es dem prozentualen Verhältnis im Blut entspricht.

6. Basophil granulierte Zellen sind im Haemo-, Myelo- und Splenogramm der Wanderratte außerordentlich selten.

7. Die Milz der Wanderratte ist ihrem histologischen Bau nach eine Abwehr- bzw. Stoffwechselmilz.

8. Nach Lauftraining reagieren 60% der Trainingstiere (Gruppe I) mit einer starken Linksverschiebung im Blut. Gleichzeitig tritt eine Verminderung der Hb-Werte in % und g% sowie der Erythrozytenwerte ein. Der Hb<sub>E</sub>-Wert hat sich dagegen verbessert. Die Blutbindegewebszellen und Thrombozyten sind beträchtlich vermehrt.

9. 40 % der Trainingstiere (Gruppe II) weisen einen Anstieg der Hb-Werte in % und g%, der Erythrozyten- und Hb<sub>E</sub>-Werte auf. „Unreife“ Zellen fehlen; Blutbindegewebszellen, Lymphozyten und Monozyten sind gegenüber der Norm etwas reduziert, die neutrophilen Segmentierten um die Hälfte vermehrt.

10. Gruppe I und Gruppe II der Trainingstiere zeigen die Geschlechtsunterschiede und Altersveränderungen des normalen Haemogrammes etwas verstärkt.

11. Das Trainings-Myelogramm ist nur geringfügig verändert und deutet auf eine beginnende Linksverschiebung (Markhemmung) im Knochenmark hin. Das Myelogramm bietet keine Erklärung für die Beschaffenheit des Haemogramms.

12. Im Trainings-Splenogramm ist für die Jugendzeit und Reifungsperiode eine verstärkte Blutzellbildung nachweisbar. Die eosinophilen Myelozyten und eosinophilen Segmentierten bleiben

in dieser Entwicklung etwas zurück. Die Erythropoese erreicht nicht ganz die Stärke der Granulopoese. Die normalen Geschlechtsunterschiede gehen verloren.

13. Auf der Höhe des Lebens wird die Haematopoese in der Milz durch das Lauftraining in einer Stärke angeregt, wie sie normalerweise nur bei jugendlichen Tieren zu finden ist. Die Erythropoese bleibt dabei etwas hinter der Granulopoese zurück. Die Makrophagen sind vermehrt. Geschlechtsunterschiede sind kaum mehr vorhanden.

14. Haemosiderinablagerungen in der Milz sind nach Lauftraining in allen Altersstufen häufiger und stärker vorzufinden als normalerweise.

15. Das absolute und relative Milzgewicht der Wanderratte hat gegenüber den Kontrollen durch das Lauftraining deutlich zugenommen. Der Geschlechtsunterschied zugunsten der Weibchen ist durch das Training verstärkt worden. Das Milzgewicht von *Rattus norvegicus* zeigt starke Abweichungen von der Hesseschen Reihenregel.

16. Die unterschiedlichen Reaktionsgruppen des Trainings-Haemogramms lassen sich im Myelo- und Splenogramm der Trainingstiere nicht nachweisen.

Nicht alle Trainingstiere haben im Haemo-, Myelo- und Splenogramm gleichstark reagiert, so daß stärkere individuelle Schwankungen nicht ausgeblieben sind.

### Schrifttum

- Arnold, A.: Blut. In: Normale und pathologische Physiologie der Leibesübungen. Herausg. W. Knoll und A. Arnold. J. A. Barth Verlag, Leipzig 1933, S. 106. — Clemens, H. J.: Untersuchungen über das maximale Lungenluftvolumen. Ein Beitrag zum Problem des postnatalen Lungenwachstums. *Morph. Jb.* **95** (1955) 447. — Clemens, H. J.: Training und Lungenwachstum. *Morph. Jb.* **96** (1956) 417. — Donaldson, H. H.: The rat. Data and reference tables. *Memoirs of the Wistar institute of anatomy and biology* No. 6, Philadelphia 1924. — Egoroff, A.: Die Veränderungen des Blutbildes während der Muskelarbeit bei Gesunden. (Die myogene Leukozytose.) *Z. klin. Med.* **100** (1925) 485. — Egoroff, A.: Über einige Reaktionen des Organismus auf Muskelarbeit. I. Mitteilung. *Z. klin. Med.* **104** (1926) 545. — Farris, R. and Griffith, J. Q.: The rat in laboratory investigation. 2. Aufl. J. B. Lippincot Company, Philadelphia-London-Montreal 1949. — Flaum, E.: Blut, Knochenmark, Ratte. In: Anatomie und Pathologie der Spontanerkrankungen der kleinen Laboratoriumstiere. Herausg. R. Jaffé. Springer Verlag, Berlin 1931, S. 192–204, 226–229. — Harting, K.:

Vergleichende Untersuchungen über die mikroskopische Innervation der Milz des Menschen und einiger Säugetiere. *Erg. Anat.* **34** (1952) 1. (Nachdruck von 1944). — Hatai, S.: On the weights of the abdominal and thoracic viscera the sex glands, ductless glands and the eyeballs of the albino rat (*Mus norvegicus albus*) according to the body weight. *Amer. J. Anat.* **15** (1913) 87. — Heilmeyer, L.: Physiologische Beziehungen zwischen Milz und Knochenmark. *Bibl. haemat.* **3**, 21. S. Karger, Basel/New York 1955. — v. Herrath, E.: Vergleichende quantitative Untersuchungen an acht verschiedenen Säugermilzen. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **37** (1935) 389. — v. Herrath, E.: Bau und Funktion der Milz. *Z. Zellforsch.* **23** (1935) 375. — v. Herrath, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Säugermilz. I. Mitteilung. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **42** (1937) 1. — v. Herrath, E.: Beiträge und Fragestellungen zu einigen anatomischen Problemen des peripheren Kreislaufs. *Med. Rdsch.* 1947, H. 5. — v. Herrath, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Säugermilz. II. Mitteilung. *Morph. Jb.* **96** (1956) 162. — v. Herrath, E.: Bau und Funktion der normalen Milz. Walter de Gruyter, Berlin 1958. — Herxheimer, H.: Zur Physiologie des Trainings. *Z. klin. Med.* **98** (1924) 484. — Hesse, R.: Das Herzgewicht der Wirbeltiere. *Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere* **38** (1921) 243. — Hoske, H.: Entwicklungsförderung und Anlagepflege. J. A. Barth Verlag, Leipzig 1934. Staatsmedizinische Abhandlungen Nr. 3. — Jackson, C. M.: Postnatal growth and variability of the body and the various organs in the albino rat. *Amer. J. Anat.* **15** (1913) 1. — Klieneberger-Carl: Die Blutmorphologie der Laboratoriumstiere. 2. Auflage. J. A. Barth Verlag, Leipzig 1927. — Lange, W.: Untersuchungen über den Haemoglobingehalt, die Zahl und Größe der roten Blutkörperchen, mit besonderer Berücksichtigung der Domestikationseinwirkung. *Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere* **36** (1919) 657. — Lauda, E.: Die normale und pathologische Physiologie der Milz. Verlag Urban u. Schwarzenberg, Berlin-Wien 1933. — Lauda, E., und Flaum, E.: Die basophilen Kugelhaufen im Knochenmark von Ratte und Maus. *Fol. haemat.* **38** (1929) H. 2. — Lauda, E., und Rezek, Ph.: Milz. Ratte. In: *Anatomie und Pathologie der Spontanerkrankungen der kleinen Laboratoriumstiere*. Herausg. R. Jaffé. Springer Verlag, Berlin 1931, S. 231–254. — Lentz, H.: Die Nervenversorgung der Kaninchenmilz. *Z. Zellforsch.* **37** (1952) 494. — Lintzel, W.: Notiz über die Funktion der Milz als Blutkörperchenreservoir bei der weißen Ratte. *Pflügers Arch.* **226** (1931) 305. — Noerthen, K.: Die Nervenversorgung der Katzenmilz. *Morph. Jb.* **95** (1955) 55. — Petow, H., und Siebert, W.: Studien über Arbeitshypertrophie des Muskels. *Z. klin. Med.* **102** (1926) 427. — Prokop, L.: Die Wirkung sportlichen Trainings auf den menschlichen Organismus. *Habil. Schrift aus dem Institut für Leibeserziehungen der Universität Wien* 1956. — Richter, H.: Vergleichende Untersuchungen über das Haemo, Myelo- und Splenogramm bei Tieren mit Stoffwechsel- und Speichermilz. *Z. Zellforsch.* **38** (1953) 509. — Schermer, S.: Die Blutmorphologie der Laboratoriumstiere. J. A. Barth Verlag, Leipzig 1954. — Schulz, F., und Krüger, F.: Das Blut der Wirbeltiere. In: *Hdb.*

d. vergl. Physiologie (H. Winterstein). **1** (1925), 1111. — Secher, K.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Anstrengungen auf die Größe des Herzens. *Z. ges. exper. Med.* **14–22** (1921) 113. — Secher, K.: Experimentelle Untersuchungen über das Körpergewicht von Ratten beim Trainieren. *Z. ges. exper. Med.* **47** (1925) 125. — Siebert, W.: Untersuchungen über Hypertrophie des Skelettmuskels. *Z. klin. Med.* **109** (1929) 350. — Slonaker, J. R.: The normal activity of the white rat at different ages. *J. Comp. Neur. and Psychol.* **17** (1907) 342. — Slonaker, J. R.: The normal activity of the albino rat from birth to natural death, its rate of growth and the duration of life. *J. Animal Behavior* **2** (1912) 20. — Stieve, H.: Muskelleistung und Herzgröße bei verschiedenen Tieren. *Verh. d. Anat. Ges. Würzburg* (1934) 86. — Thörner, W.: Bericht über neue sportphysiologische Untersuchungen an Trainingshunden. II. Internationale Sportärztekongreß, Berlin 1936, 95. — Thörner, W.: Neue Beiträge zur Physiologie des Trainings. I. Mitteilung. Arbeitsphysiologie **14** (1949) 95. — Thörner, W.: Neue Beiträge zur Physiologie des Trainings. II. Mitteilung. Arbeitsphysiologie **14** (1949) 116. — Thörner, W.: Blut und Blutbildungsstätten beim Sport. In: *Lehrbuch der Sportmedizin*. Herausg. A. Arnold. J. A. Barth Verlag, Leipzig 1956, S. 190. — Tischendorf, F.: Die Innervation der Säugermilz. *Biologica Latina* IX (1956) 307. — Toeppner, R.: Das Myelogramm der weißen Laboratoriumsratte. *Fol. haemat.* **66** (1942) 48. — Vogels, F.: Blutzellbild und Training. *Med. Diss. Bonn* 1937. — Wirth, D.: Grundlagen einer klinischen Haematologie der Haustiere. 2. Aufl. Urban und Schwarzenberg Verlag, Wien 1950. — Woencckhaus, E.: Blutuntersuchungen an weißen Laboratoriumsratten bei experimenteller Rachitis. *Arch. exper. Path.* **122** (1927) 44.

Priv.-Doz. Dr. Hans Joachim Clemens,  
Berlin-Lichterfelde-West, Albrechtstraße 6

Dr. Harry Richter,  
Berlin-Neukölln, Sonnenallee 21



## **Das Ganglion cervicale superius von Bos taurus**

**Ein Beitrag zur Kenntnis der Pars cephalica et cervicalis systematis  
autonomiei der Ruminantier<sup>1</sup>**

Von

**J. Schreiber**

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 4. Dezember 1957)

Die Entstehung eines Rete mirabile an der Schädelbasis der meisten Artiodaktyla ist ein sekundärer Vorgang (Tandler, 1898, 1906), d. h., die embryonal vorerst einheitlich vorhandene A. carotis interna erzeugt durch Aussprossung zahlreiche Gefäße, die miteinander kommunizieren und dadurch ein reiches, in den Sinus cavernosus eingebautes Netz bilden. Mit dem Erscheinen dieser Wundernetze ist aber die Rückbildung der genannten Arterie verbunden, die längstens im Säuglingsalter vollständig obliteriert und damit als Hauptquelle der arteriellen Hirnversorgung ausscheidet. Der übrigbleibende zarte Strang (Chorda arteriae carotis int.) behält die ursprüngliche Lage der Arterie bei, weist aber nicht mehr die – geringfügige – S-förmige Krümmung des Gefäßes auf, sondern zieht gestreckt in dorsaler Richtung gegen das Foramen lacerum orale. Dementsprechend bleibt auch der N. caroticus internus in unmittelbarer Nachbarschaft der Chorda und zieht, eingebunden in zahlreiche mitlaufende Rami communicantes, fast parallel mit ihr zur Schädelbasis. Dieser mächtige sympathische Nerv kann aber in Ermangelung der A. carotis interna nicht durch eine netzartige Umspannung dieses Gefäßes einen Plexus caroticus internus ausbilden, sondern muß entweder ab ovo einen anderen Endverlauf

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

aufweisen oder – falls die Anlage eines solchen Plexus um die fetale A. carotis int. begonnen wurde – einer Änderung seiner ursprünglichen Verteilung unterliegen.

Zur entwicklungsmechanischen Bearbeitung dieses Problems bedarf es aber zuerst einer Klärung der morphologischen Verhältnisse der Pars cephalica des Sympathicus, vor allem des Ganglion cervicale superior, die bei juvenilen und adulten Rindern im folgenden durchgeführt werden soll.

Diese Untersuchungen ordnen sich in eine Reihe von Arbeiten ein, die unser Institut zur Erforschung des peripheren Nervensystems der Ruminantier seit einigen Jahren ausführt (Schaller, Damböck, Girolla, Moritz, Frewein, Schreiber).

In den neueren veterinär-anatomischen Werken wird beim autonomen Nervensystem des Rindes, Schafes und der Ziege, wenn es überhaupt gesondert behandelt wird, auf die 1914 erschienene Arbeit von Andrea Mannu zurückgegriffen. Sie ist die einzige, die sich mit dem obengenannten Thema beschäftigt. Weil sie aber eine vergleichende Betrachtung des Halssympathikus von *Lepus cuniculus*, *Equus caballus*, *Equus asinus*, *Capra hircus*, *Bos taurus*, *Erinaceus europaeus*, *Canis familiaris*, *Felis domestica*, *Felis leo*, *Cercopithecus griseo-viridis* und *Homo* vom Standpunkt des Zoologen bringt, muß sie trotz ihres beträchtlichen Umfanges auf topographisch- und funktionell-anatomische Einzelheiten verzichten.

Die vorliegende Darstellung stützt sich auf die von mir selbst hergestellten Präparate von drei erwachsenen Rindern und sechs Kälbern, wobei selbstverständlich beidseitig gearbeitet wurde. Die Untersuchungen stießen auf sachliche und technische Schwierigkeiten. Jene waren bedingt durch den Mangel an Spezialarbeiten über die Systematik und Topographie der Kopfnerven des Rindes – mit Ausnahme einer ausführlichen Abhandlung über den N. facialis und N. trigeminus von Arthur Schachtschabel – und durch die große Variabilität der Topik der distalen autonomen Peripherie; diese durch die geringe Differenziertheit der feinen sympathischen Nervenfasern gegenüber zarten Cranialnerven, Bindegewebsfasern, Lymph- und Blutgefäßen und ihre allseitige Einbettung in reichliche Mengen von Fett. Selektionsfärbungen haben mir ebensowenig wie anderen Präparatoren geholfen, und auch die beste binokuläre Lupenbrille gestattet in gewissen Fällen keine Differentialdiagnose, sondern verschiebt nur die Grenzen der Unsicherheit.

### Das Ganglion cervicale superius

Beim Rind hat dieses Ganglion meist tropfenförmige Gestalt, ist aber dabei verkehrt gelagert, d. h., die Tropfenspitze sieht ventral, während der runde Teil sich dorsal befindet. Seltener ist der Knoten spindelig, mandel-, mondsichel- oder eiförmig, in allen Fällen aber bilateral etwas abgeflacht, so daß man von einem vorderen und hinteren Rand und von einer lateralen und medialen Fläche dieses Gebildes sprechen kann. Die zahlreichen zu- und abführenden Nervenäste und -fäden befinden sich an den beiden Polen und den beiden Rändern des Ganglion, das dadurch in seiner Gesamtheit die Form eines unregelmäßigen Sternes erhält. Durch seine hellrosa oder grauweiße Farbe hebt es sich von dem umgebenden reichlichen Baufett ab. Die Oberfläche ist glatt und glänzend, stellenweise aber auch mit kleinen, flachen, rundlichen oder strichförmigen Erhebungen der darunter liegenden Faserzüge versehen, die dem Organ dann einen knäuel- oder knotenförmigen Charakter verleihen. Die Konsistenz ist ziemlich fest, fast knorpelhart und elastisch. Bei erwachsenen Rindern beträgt der annähernd vertikal gestellte Längsdurchmesser 16 bis 25 mm, der größte sagittale 5 bis 8 mm, der transversale 4 bis 6 mm. Kälber im Alter von 4 bis 6 Wochen weisen entsprechend kleinere Maßzahlen auf, und zwar 12 bis 15 mm bzw. 3 bis 5 mm bzw. 2 bis 4 mm.

Das Ganglion cervicale superius ist so gelagert, daß der längste Durchmesser vertikal steht, doch ist meist eine geringgradige Neigung des oberen (dorsalen oder proximalen) Poles nasofrontal und des unteren (ventralen oder distalen) kaudoverstral zu konstatieren. Syntopisch berührt das Ganglion fast nirgends direkt die Nachbarorgane, weil es und seine zu- und abführenden Nerven in reichliche Fettmassen eingebettet sind. Nur das dorsale Ende legt sich mit seiner lateralen Seite unmittelbar an das Periost der medialen Fläche der Bulla tympanica. Der übrige Teil der lateralen Seite ist vom M. jugulohyoideus und eventuell auch vom M. biventer mandibulae und der Glandula submandibularis bedeckt. Die mediale Fläche des Nervenknötens ist den Kopfbeugern angelagert (M. longus capitis [Z] und M. rectus capitis ventralis [Z'] in Abb. 2) und berührt unter Umständen auch die dorsolaterale Pharynxwand. Die tiefe Einbettung bietet einen ausgezeichneten Schutz insbesondere für die zarten zahlreichen Verbindungsfäden, die das Ganglion mit den umliegenden Nerven, Gefäßen und Eingeweiden verbinden.

Die Länge dieser Rami communicantes variiert zwischen 0,5 und

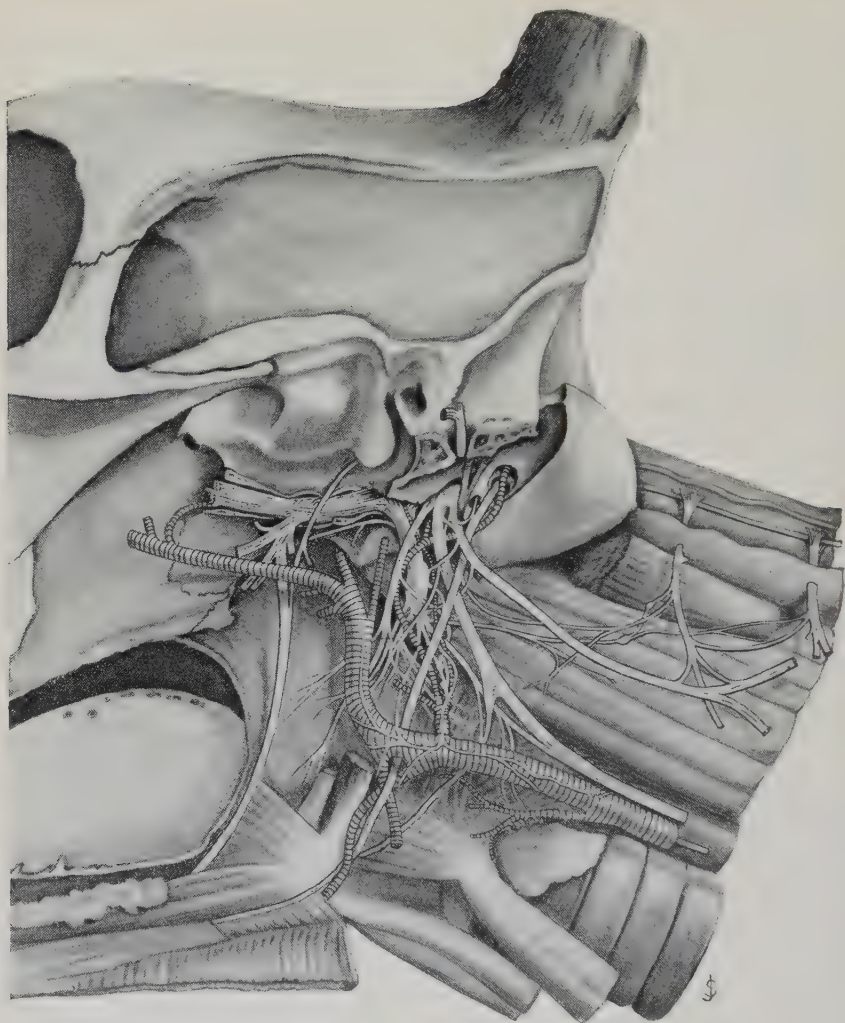


Abb. 1. Das Ganglion cervicale superius sinistrum des Rindes mit einem Teil der Pars cephalica et cervicalis systematis autonomi (Pars sympathica). — Der Processus jugularis und die Bulla tympanica wurden abgetragen

9 cm, die Dicke zwischen 0,25 und 4 mm. Eine Unterscheidung nach hellen (weißlichen) und dunklen (grauen) Farbtönen ist nur selten und bei wenigen Ästen möglich, denn die überwiegende Menge der präparierten und beschriebenen Fasern ist zu zart. Tatsächlich sind die meisten Fasern und Faserbündel, die das Ganglion als Zentrum haben, postganglionär, somit Rami communicantes



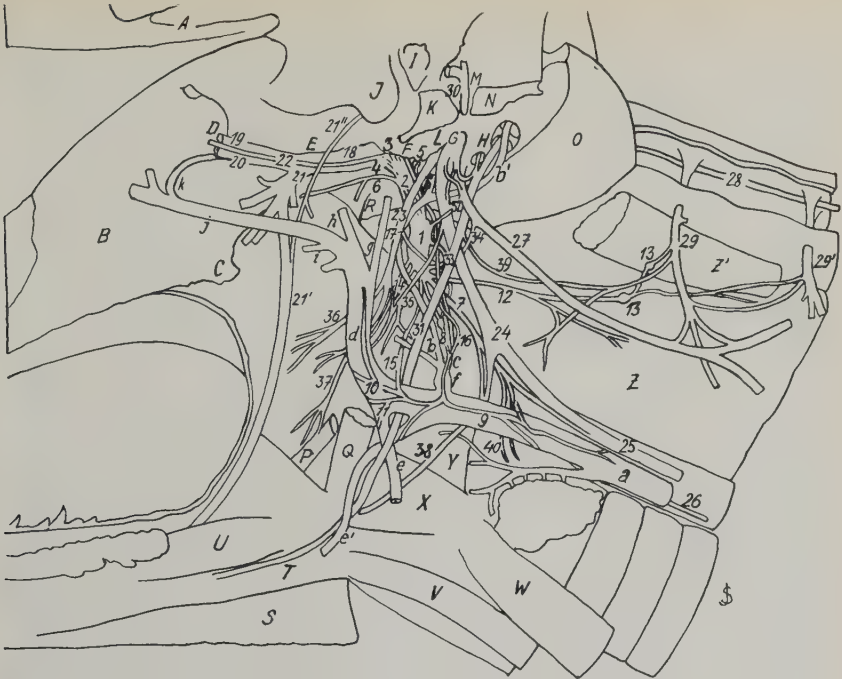


Abb. 2. (1) Ganglion cervicale superius; (2) Pars cephalica (Fasciculus cephalicus); (3) N. caroticus int.; (4) Rr. comm. cum nervo trigemino et abducente; (5) N. jugularis et Rr. comm. cum nervo glossopharyngeo, n. vago, n. accessorio; (6) N. petrosus prof. major; (7) Truncus sympathicus cervicalis; (8) Ramus intercaroticus (Ramus sinus carotici I) mit den Ganglia intercarotica und Plexus caroticus; (9) Plexus caroticus communis; (10) Plexus caroticus externus; (11) Plexus arteriae maxillaris ext.; (12) R. comm. cum nervo cervicale I et II (cum plexu hypoglosso-cervicale); (13) Ganglia plexuum cervicalium, (14) Rr. laryngopharyngei; (15) R. comm. cum plexu arteriae carotis ext.; (16) Ramus sinus carotici II; (17) R. sinus carotici des N. glossopharyngeus; (18) Ganglion semilunare; (19) N. ophthalmicus; (20) N. maxillaris; (21) N. mandibularis; (21') N. lingualis; (21'') Chorda tympani mit R. glandulae submandibularis; (22) N. abducens; (23) N. glossopharyngeus; (24) N. vagus; (25) Truncus vagosympathicus; (26) N. laryngeus recurrens; (27) N. accessorius (R. externus); (28) N. accessorius spinalis; (29) N. cervicalis I; (29') N. cervicalis II; (30) N. facialis; (31) N. hypoglossus; (32) R. comm. I cum nervo accessorio; (33) R. comm. cum nervo hypoglosso; (34) R. comm. II cum nervo accessorio; (35) R. pharyngeus ni. vagi; (36) R. pharyngeus ni. glossopharyngei; (37) R. lingualis ni. glossopharyngei; (38) N. laryngeus superior; (39) R. comm. ni. hypoglossi cum nervo cervicale I; (40) Rr. laryngei trunci sympathici. — (a) A. carotis communis; (b) A. occipitalis; (b') A. condylia; (b'') A. meningea media; (c) A. carotis interna (Chorda arteriae carotis internae); (d) A. carotis externa; (e) A. maxillaris externa; (e') A. lingualis; (f) Sinus caroticus; (g) A. auricularis magna; (h) A. temporalis; (i) Rr. pterygoidei; (j) A. maxillaris interna; (k) R. anterior retis mirabilis cerebri. — (A) Arcus zygomaticus; (B) Lamina perpendicularis ossis palatini; (C) Os pterygoideum mit Hamulus; (D) Foramen orbitorotundum (eröffnet); (E) Foramen ovale; (F) Foramen lacerum orale; (G) Foramen jugulolacerum (aboraler Teil des For. lacerum); (H) Foramen hypoglossi; (I) Foramen acusticus osseus; (J) Processus retroarticularis; (K) Schnittfläche der Pars tympanica ossis temporalis; (L) Facies tympanica partis petrosae ossis temporalis; (M) Foramen stylomastoideum (eröffnet); (N) Schnittfläche des Processus jugularis; (O) Condylus occipitalis; (P) Stylohyoid; (Q) Thyreo-hyoid mit abgeschnittenem M. stylohyoideus; (R) Synchondrosis sphenooecipitalis; (S) M. mylohyoideus; (T) M. hyoglossus; (U) M. styloglossus; (V) M. sternohyoideus; (W) M. sternothyroideus; (X) M. hyothyreoideus; (Y) M. thyreo- und ericopharyngeus; (Z) M. longus capitis; (Z') M. rectus capitis ventralis et lateralis (Mittelstück)

grisei. Da aber, wie später beim sympathischen Anteil des N. trigeminus vermerkt ist, in die Fasern des Fasciculus cephalicus noch kleinere Ganglien eingeschaltet sein können, werden auch prae-ganglionäre Fasern in diesem Kopfteil des Truncus sympathicus vorhanden sein. Die Mehrzahl der Verbindungsäste verläßt das Ganglion an den Polen, wobei beim Rind der überwiegende Teil, zu einem mächtigen Bündel geschlossen (Fasciculus cephalicus) (2), vom dorsalen, der kleinere Teil jedoch sternförmig vom ventralen Ende ab- bzw. zuziehen. Häufig verlassen einzelne Rami communicantes das Ganglion auch vom oralen oder aboralen Rand. Mit Ausnahme des Fasciculus cephalicus und des Truncus sympathicus, die sich fast immer an den genannten Stellen befinden, herrscht bezüglich der übrigen Verbindungsstellen eine große Mannigfaltigkeit, wobei auch manchmal ein Ästchen aus der lateralen oder medialen Seitenfläche des Knotens austreten kann. Die Pars cephalica des Sympathicus besteht, wie erwähnt, aus einem geschlossenen Stamm von Faserbündeln, der ca. 40 mm lang, 4 mm breit und 1,5 mm dick ist. Dieser Fasciculus cephalicus zieht vom proximalen Pol des Ganglion cervicale superius geradlinig in frontaler Richtung zur Schädelbasis, eingebettet in den engen Spalt zwischen der beim Rind mächtig entwickelten Bulla tympanica und dem Basioccipitale. Mit ihm und von seinen Faserbündeln umgeben verläuft die Chorda arteriae carotis int. An der Schädelbasis angelangt, teilt sich der Fasciculus fontänenartig: ein kleiner Teil zieht apical – darunter der N. petrosus profundus major (6) – eine größere Partie von Faserbündeln tritt durch die Fibrocartilago basalis und den oralen Teil des Foramen lacerum ins Schädelinnere (N. caroticus internus), und die dritte Portion geht im Bogen gegen das Foramen jugulolacerum (N. jugularis), um die dort passierenden Nervi craniales mit Rami communicantes zu versehen.

#### A. Verbindungen mit den Nervi spinales

nehmen zusammen mit den ventralen Ästen der ersten drei Halsnerven, den Ansaes cervicales I bis III, und den Halszweigen des N. hypoglossus und N. accessorius an der Bildung des Plexus cervicalis (Plexus hypoglossocervicalis) teil.

1. Mit dem schwachen Ramus ventralis des *Nervus cervicalis I* (29) verbindet sich ein zarter, bogenförmiger, dorsal konkaver, ca. 10 cm langer R. communicans (12), der auf den Eigenfaszien des M. longus capitis und der Mm. recti capitis ventralis et lateralis

aufgelagert ist und vom M. cleidomastoideus bedeckt wird. Er zeigt sich in seinem Verlaufe durch zwei bis drei Ganglien von halber Reiskorngröße unterbrochen (13, 13) und sendet feine Fasern durch das intermuskuläre Bindegewebe in die Umgebung. Der Bogen dieses *Ramus communicans cum nervo cervicale I* (12) beginnt am ventralen Pol des Ganglion cervicale superius, läuft ungefähr parallel zu jenem Verbindungsast, der von C<sub>I</sub> cranial zum N. hypoglossus zieht und dem Ramus superior der Ansa cervicalis des Menschen entspricht – (39) *Ramus communicans nervi hypoglossi cum nervo cervicale I*.

2. Ein fortlaufendes, ungefähr 0,5 mm starkes Faserbündel verlängert den unter 1. beschriebenen postganglionären *R. communicans* bis zum ventralen Ast des zweiten Halsnerven (29') und bildet so den *Ramus communicans cum nervo cervicale II*. Auch aus ihm treten feinste Fasern in die Umgebung.

Dieser Zug autonomer Fasern, der von kleinsten Ganglien durchsetzt ist, kann als eine oberflächliche, zum cervicalen Hauptstrang parallel angeordnete Ganglienkette angesprochen werden, die der oberflächlichen, akzessorischen Halsganglienkette des Menschen entspricht. Die tiefe akzessorische Halsganglienkette ist auch bei den Haustieren identisch mit dem Nervus vertebralis.

Eine direkte Verbindung des Ganglion cervicale superius mit den Segmentwurzeln des N. phrenicus konnte ich nicht finden. Dieser Nerv erhält beim Rind seine autonomen Fasern vom Ganglion cervicale medium oder (und) vom Ganglion stellatum.

## B. Verbindungen mit den Nervi craniales

Die vom Fasciculus cephalicus an der Schädelbasis im Bogen kaudal wegziehenden Faserbündel (5) entsprechen dem N. jugularis und sind fast ausschließlich als Rami grisei für die Hirnnerven XII, XI, X und IX aufzufassen. Sie treten mit den genannten Nerven sofort nach deren Erscheinen an der Schädelbasis (Durchtritt durch das Foramen ni. hypoglossi bzw. durch das Foramen jugulolacerum) in Verbindung. Beim N. glossopharyngeus erfolgt diese Einflechtung am Ganglion petrosum (Ganglion inferius), beim N. vagus am Ganglion jugulare (Ganglion superius).

1. Mit dem *Nervus hypoglossus* (31), der seine postganglionären Fasern in Form eines kurzen Fadens (33) bekommt, der vom kaudalen Rand des oberen Halsganglions oder von seiner medialen Fläche zum oralen Rand des Nerven an der Stelle seiner Ganglien-

passage zieht und mithin zu den kürzesten Rami communicantes zählt. Der N. hypoglossus erhält also, zum Unterschied von den Nerven der Vagusgruppe, dem Nervus facialis, dem N. trigeminus und den Augenmuskelnerven, seine postganglionären Fasern nicht aus dem Fasciculus cephalicus, sondern, so wie die Halsnerven, in der geschilderten Art vom Ganglion cervicale superius selbst. Es kann demnach der *Ramus communicans cum nervo hypoglosso* (33) als Teil der oberflächlichen akzessorischen Halsganglienkette angesprochen werden. Auch diese dem cervicalen Schema der autonomen Verbindungen entsprechende Anordnung der postganglionären Rami communicantes dient als Hinweis auf die nahe konstruktive und funktionelle Ähnlichkeit zwischen dem 12. Gehirnnerven und den Spinalnerven. Da der N. hypoglossus erst durch den Zusammentritt von zwei oder drei segmentalen Wurzeln entsteht, kann der Zutritt der postganglionären Fasern nicht wie bei den genannten anderen Hirnnerven im Cranium oder an den Nervenpassagestellen erfolgen, sondern ist weiter distal angeordnet. Beim Rind ist übrigens der Bezug der Wurzelfäden des N. hypoglossus aus den vordersten zwei oder drei Somiten und die Zuteilung mehrerer Sklerotome aus der Mehrfachausbildung des Foramen nervi hypoglossi (gewöhnlich gedoppelt, selten dreifach) zu erschließen. Der N. hypoglossus besitzt auch einen Ramus meningeus, der durch das Foramen jugulolacerum medial von der Vagusgruppe wieder in die Schädelhöhle zurücktritt.

2. Mit dem *Nervus accessorius* (27) ist das Ganglion cervicale superius verbunden

a) durch einen Nervenfaden, der aus dem Fasciculus cephalicus (5) stammt und im Bogen, medial vom N. glossopharyngeus und N. vagus, zu den Wurzelfäden des 11. Gehirnnerven zieht, und

b) durch einen kurzen *Ramus communicans cum nervo accessorio* (32), der von den kaudodorsalen Randpartien des Ganglion entspringt und in kaudaler und kaudodorsaler Richtung bogenförmig zum Ramus externus nervi accessorii verläuft. Dieser Verbindungsast kann auch gedoppelt sein (34). Die verhältnismäßig reichliche und mehrwegige Beteiligung sympathischer Fasern am N. accessorius lenkt die Aufmerksamkeit auf Laruelles Feststellung, daß dem spinalen Anteil des Accessorius auch praeganglionäre Fasern angehören sollen, die aus der Zona intermedia des Cervicalmarkes stammen und über den Longitudinalstamm in



den Ramus externus gelangen dürften. Ob die Umschaltung aber im Ganglion cervicale superius erfolgt, wurde noch nicht entschieden.

### 3. Mit dem *Nervus vagus* (24)

a) Aus dem Fasciculus cephalicus zieht ein kräftiger Faden in caudal konvexem Bogen gegen das Foramen jugulolacerum, um zum — schwach ausgeprägten — Ganglion superius<sup>1</sup> (Ganglion jugulare) des Nervus vagus zu gelangen (5).

b) Die massigere Verbindung zwischen dem Ganglion cervicale superius und dem 10. Gehirnnerven wird jedoch durch den Stamm des Halssympathicus ausgeführt (7). Dieser verläßt den gemeinsamen Verlauf mit dem Halsteil des Nervus vagus, den Truncus vago-sympathicus (25), vor oder nach der Abzweigung des Nervus laryngeus superior vom Vagusstamm (24). Diese Stelle des Nervus vagus ist verbreitert und stellt das beim Rind erheblich distal gerückte und geflechtartig ausgebildete Ganglion inferius nervi vagi (Plexus nodosus) dar. Im Truncus vago-sympathicus ist der Sympathikusanteil erst im kranialen Halsviertel separiert zu verfolgen. Vorher ist eine Trennung nicht möglich. Bald nach dem Zusammentritt beider Stränge im kaudalen Halsdrittel erfolgt stellenweise ein plexiformer Fasertausch. Im oberen Endteil des Halssympathikusstammes (7) dürften sowohl prae- als auch postganglionäre Fasern verlaufen. Jedenfalls ziehen von diesem starken Kabelstück mehrere Äste zum Plexus laryngeus (40), zum Nervus laryngeus superior— (38) dieser Ast soll nach Mannu nur links vorkommen, ich habe ihn aber auch stets in gleicher Stärke rechts angetroffen—, zum Plexus pharyngeus und zum Stamm des Nervus vagus selbst. Da in diesen Ästen, besonders im Nervus laryngeus superior, autonome Zellen und kleinste Ganglien liegen, kann in diesen die Umschaltung in postganglionäre Fasern erfolgen.

4. Zum *Nervus glossopharyngeus* (23) sind mindestens zwei Verbindungen vorhanden:

a) Parallel zum Verbindungsfaden, der vom Fasciculus cephalicus zum Nervus vagus läuft, zieht auch der *Ramus communicans*

---

<sup>1</sup> Das Ganglion superius nervi vagi weist einen bogenförmigen, kurzen, zarten Verbindungsast mit dem Nervus hypoglossus, ferner eine Anastomosis mutua mit dem Nervus glossopharyngeus — oberhalb von (32) — und feinfädige, mehrfache Verbindungen mit dem Ganglion inferius nervi glossopharyngei (Ganglion petrosum) auf.

*cum nervo glossopharyngeo* (5), der das nur unbedeutend ausgebildete Ganglion inferius nervi glossopharyngei (Ganglion petrosum) erreicht.

b) Der aus dem 9. Gehirnnerv stammende Nervus tympanicus erhält bei seiner Aufteilung im Cavum tympani sympathische Nervenfasern aus den mittleren Bündeln des Fasciculus cephalicus, die als *Nervi caroticotympanici* den Plexus tympanicus bilden helfen.

5. Der *Nervus intermediofacialis* (30) wird mit sympathischen Fasern versorgt durch den Nervus petrosus profundus (6), der aus dem Fasciculus cephalicus stammt, knapp vor dessen proximalem Ende an der Schädelbasis in scharfem Bogen nasal abzweigt und zusammen mit dem Nervus petrosus superficialis major den Nervus canalis pterygoidei in der entsprechenden Rinne des Os sphenoidum bildet.

6. An den *Nervus abducens* (22) legt sich einer der drei bis fünf Rami communicantes (4) an, die im Bogen aus dem Fasciculus in frontonasaler Richtung gegen das Ganglion semilunare ziehen, und begleitet diesen Nerven bei seinem Verlauf an der Lateralseite des Ganglion und des gemeinsamen Stückes der Nn. ophthalmicus und maxillaris bis zum Foramen orbitorotundum. Hier ist die Einflechtung vollendet.

7. Mit dem *Nervus trigeminus* (18) erfolgt die Kommunikation über mehrere (zwei bis vier) Fasern, die aus dem Fasciculus cephalicus in apical gerichtetem Bogen durch den oralen Teil des Foramen lacerum zum Ganglion semilunare gelangen (bei 3).

Die Präparation der Endverzweigung des breiten Faserbündels, insbesondere jener mittleren Anteile, die in die Schädelhöhle selbst eindringen, ist schwierig, denn schon in dem engen und tiefen Spalt zwischen der medialen Fläche der Bulla tympanica und dem Basioccipitale, ferner in der knorpeligen Verschlußmembran der Fissura petrotympanica und ihrer aboralen (Foramen jugulolacerum) und oralen (Foramen caroticum) Erweiterung (Fibrocartilago basalis) und den Platten der Dura mater sind die Faserbündel innig eingebettet. An diesen Passagestellen findet eine deutliche Reduktion ihrer Querschnitte statt.

Im Bereiche des beim Rinde 2 bis 3 cm langen Ganglion semilunare verflechten sich die sympathischen Fasern mit den Nervenbündeln des Trigeminusstammes und führen ihnen die entsprechen-

den autonomen Anteile zu. An der Stelle, an der die Rami communicantes mit den Fasern des Ganglion semilunare in Berührung treten, finden sich meist – bei Feten fast immer – zwei bis drei grißkorngroße Ganglien. Die dem N. trigeminus zugeordneten sympathischen Nerven bestehen demnach nicht nur aus postganglionären, sondern auch aus praeganglionären Fasern. Ich hebe diese Verbindungen des Ganglion cervicale superius mit dem Ganglion semilunare besonders hervor, weil es nach dem Bericht von Schachtschabel ihm nicht gelungen ist, beim Rind (und auch bei anderen Haustieren) die beim Menschen beschriebenen sympathischen Verbindungen zwischen dem Plexus caroticus internus und dem N. ophthalmicus aufzufinden. Infolge der frühzeitigen Obliteration der A. carotis interna zur Chorda arteriae carotis int. (c) ist die Zuführung von sympathischen Fasern über einen Plexus caroticus internus ohne jede Bedeutung. Sie erfolgt wesentlich durch den Anschluß von drei oder vier Faserbündeln aus dem Fasciculus cephalicus an das Gassersche Ganglion.

Eine so deutliche, mit freiem Auge sichtbare sympathische Verbindung wie sie von den Augenmuskelnerven der N. abducens (22) besitzt, konnte ich beim N. trochlearis und N. oculomotorius nicht feststellen. Da aber diese beiden, ebenso wie der N. abducens, über eine Strecke von 30 bis 35 mm mit dem Trigeminstamm, dem Ganglion semilunare und schließlich mit dem Ophthalmicus-Maxillarisstamm eng benachbart verlaufen und schließlich gemeinsam durch das Foramen orbitotundum austreten, so ist zur Aufnahme von postganglionären Fäden genügend Gelegenheit geboten.

### C. Äste zu den Kopfarterien

Sowohl in proximaler als auch in distaler Richtung ziehen vom Ganglion cervicale superius mehrere Äste gegen die großen Arterien, um an ihren Wänden perivaskuläre Plexus zu bilden.

1. Der *Nervus caroticus internus* zeigt bei den Ruminantiern entwicklungsmäßig, morphologisch und topographisch artcharakteristische Eigenheiten, die mit der frühzeitigen, d. h. fetalen Rückbildung der A. carotis interna in Verbindung stehen. Durch die Obliteration dieses Gefäßes zur Chorda arteriae carotis int. (c) ist die Entwicklung eines Plexus caroticus internus sowohl extra- als auch intrakraniell unmöglich geworden, und der Nervus caroticus internus verläuft als selbständiges Faserbündel parallel zur Chorda

und mit ihr in die Schädelhöhle. Dieses Bündel lagert in der Mitte des Fasciculus cephalicus (3) und besteht aus zwei stärkeren und zwei bis drei feinen Nervenfasern. Es liegt mit seinem proximalen Teil, wie alle Fasern des Fasciculus cephalicus, in dem tiefen und engen Spalt der medialen Fläche der Bulla tympanica und der lateralen Fläche des Basioccipitale und ist hier innig in das Periost eingebunden. Nun durchbricht es den Beginn der Lamina medialis der Cartilago tubae auditivae und dann die Fibrocartilago basalis derart, daß vier bis sechs nadelstichartige Löcher, siebartig angeordnet, im oralen Teil des Foramen lacerum entstehen. Durch diese Area cribrosa (fibrocartilaginis basalis) tritt auch bei Feten die A. carotis int. bzw. bei adulten Tieren die Chorda arteriae carotis int. durch. In dem zarten fetalen Knorpelgewebe ist diese Durchlöcherung deutlicher sichtbar als bei jugendlichen oder erwachsenen Individuen. Bei den letztgenannten ist diese Passagestelle schwierig zu präparieren. Nach dem Durchtritt durch die Schädelbasis perforieren die Fasern dieses Bündels die Dura mater und gelangen in den Sinus cavernosus. Ein kleiner Teil von ihnen ist für das Rete mirabile bestimmt und bildet den *Plexus cavernosus*, die beiden stärkeren Fäden ziehen geradewegig zur Hypophyse.

Die Tatsache der Gestaltung eines beträchtlichen, dichten Faserbündelstranges, des Fasciculus cephalicus, und seine charakteristische Aufspaltung bildet eine Ausnahme von der vielfach herrschenden Ansicht, daß bei den Mammaliern als Kopfteil des Sympathicus „wir keinen geschlossenen Strang finden, der vom oberen Halsganglion zum Trigeminus oder einem anderen Gehirnnerven zieht“, ... daß „vielmehr aus dem Ganglion cervicale superius eine große Anzahl von Ästen, die sich an die Arteria carotis anlegen und mit diesem Gefäß gemeinsam nach dem Schädel ziehen“, ... daß „aus den verschiedenen periarteriellen Geflechten der Carotisäste dann sympathische Fasern entspringen, die in die einzelnen Ganglien des Trigeminus einmünden“ und daß wir sehen, „wie aus dem sympathischen Geflecht der Arteria ophthalmica Äste zum Ganglion ciliare gelangen, aus dem sympathischen Geflecht der Arteria meningea media zum Ganglion oticum, aus dem Geflecht der Arteria carotis interna Äste zum Ganglion sphenopalatinum und schließlich aus dem Geflecht der Arteria maxillaris externa Äste zu dem Ganglion submaxillare und submandibulare“ (A. Hirt). Dieser Verlauf der sympathischen Fasern aus dem Ganglion cervicale superius stimmt für jene Säugetierarten, bei



welchen die A. carotis interna und der Circulus arteriosus cerebri normal entwickelt sind, gilt aber nicht für Tiere, die ein Rete mirabile als basales Hirngefäßsystem besitzen.

Die Rückbildung der A. carotis interna, die Zartheit der Arteria meninge media und die Entstehung eines feinästigen Rete mirabile epidurale beim Rinde gestatten nicht die Entwicklung eines Plexus caroticus und eines Plexus arteriae meningeae mediae. Aus dem frontalen Ende dieses Wundernetzes zweigt eine haardünne A. ophthalmica interna ab, die mit dem N. opticus bis zum Truncus ciliaris temporalis, einem Ast der mächtigen A. ophthalmica externa, zieht. Auf dem Wege dieser drei Gefäße bzw. ihrer Plexus können deshalb keine oder fast keine sympathischen Verbindungen zwischen den praevertebralen Ganglien des Kopfes und dem oberen Halsganglion bestehen, sondern die starke, meist mehrästige A. ophthalmica externa, die aus der A. maxillaris interna abzweigt, bildet ein kräftiges Rete mirabile, das reichlich sympathische Fasern, den Plexus arteriae ophthalmicae externae, enthält und aus dem sie mit den Ciliargefäßen zum Bulbus weitergelangen. Der Plexus stammt aus dem Plexus arteriae maxillaris internae. Die starke sympathische Wurzel des Ganglion ciliare beim Rind läuft im Nervus canalis pterygoidei, zu dem sie als Nervus petrosus profundus (6) aus dem Fasciculus cephalicus gelangt.

Die Hauptverbindung zu den praevertebralen Kopfganglien wird deshalb, wie unter B 7 beschrieben ist, von jenen Faserbündeln hergestellt, die den oralen Teil des Fasciculus cephalicus bilden, die Fibrocartilago basalis im oralen Teil des Foramen lacerum durchbohren und zum Ganglion semilunare und zu den Augenmuskelnerven gelangen.

2. *Rami carotici*. Diese verlassen das Ganglion cervicale superius gewöhnlich vom unteren Pol in einer Anzahl von drei bis fünf Fäden und ziehen gegen die Teilungsstelle der A. carotis communis. Gewöhnlich zeigen sich folgende Rami communicantes konstant:

a) Der *Ramus communicans cum plexu arteriae carotis externae* (15), der meist von dem unteren Pol des Ganglion gegen den Anfangsteil der A. carotis externa zieht und die kräftigste Quelle des *Plexus caroticus externus* (10) bildet. Die feinen Zweige dieses Geflechtes können bis zum Übergang auf die A. maxillaris interna makroskopisch verfolgt werden und bilden den Plexus ae. maxillaris internae. Eine Fortsetzung in einen Plexus ophthalmicus ist beim

Rind nicht zu konstatieren, weil sich die *A. ophthalmica externa* zu einem Rete mirabile auflöst.

b) der *Ramus intercaroticus* (8) liegt manchmal eng an den vorgenannten Zweig angeschlossen oder verläuft mit ihm eine Strecke parallel, um in den Winkel zwischen der *A. occipitalis* und der *Chorda arteriae carotis int.* zu gelangen. Dort sind ein bis zwei halbreiskorngroße *Ganglia intercarotica* (8) eingeschlossen. Der *Ramus intercaroticus* wird durch den *Ramus sinus carotici nervi glossopharyngei* (17) mit dem 9. Gehirnnerven verbunden. An der Teilungsstelle der *A. carotis communis* verbreitet sich der *Ramus intercaroticus* an der hier bestehenden spindelförmigen Erweiterung der Gefäße, die sowohl den Stamm der *A. occipitalis* und der *A. carotis interna* bzw. der *Chorda* als auch die *A. carotis externa* betreffen kann, in netzartiger Form und führt deshalb auch den Titel *Ramus sinus carotici I.* Der zweite vom Ganglion cervicale superius abzweigende und zu diesem Plexus ziehende Verbindungsast ist demnach der

c) *Ramus sinus carotici II.* Er kann selbständig bis zum Sinus gelangen oder sich schon vorher mit dem erstgenannten Sinusnerven vereinigen. Der Carotis-Sinus findet sich überwiegend nur an dem Ursprungsstück der *A. occipitalis* bzw. des Ursprungstammes der *A. occipitalis* und der *A. carotis interna* in Form einer halberbsen- bis kirschkerngroßen Erweiterung und Wandverstärkung.

Aus dem *Plexus sinus carotici* ziehen einige kräftige Nervenfasern an die *A. carotis communis* weiter, verzweigen sich hier in auf- und absteigender Richtung, um den *Plexus caroticus communis* und den *Plexus arteriae maxillaris externae* zu bilden und sich mit dem *Plexus caroticus externus* zu verbinden.

d) Einen Nervus cardiacus cervicalis superior, wie er beim Menschen (Villiger-Ludwig) aus dem Ganglion cervicale superior als oberster der drei sympathischen Herznerven entspringt, konnte ich beim Rind nicht auffinden. Hier ist die kranialste sympathische Versorgung vom Ganglion cervicale medium zu konstatieren.

#### D. Äste für die Eingeweide

1. *Pharynx.* Der Plexus pharyngeus wird gebildet, a) von Fasern des Nervus glossopharyngeus, die im *Ramus pharyngeus ni. glossopharyngei* (36) verlaufen, b) durch den *Ramus pharyngeus ni. vagi*

(35), einem Ast, der in der Höhe des Ganglion cervicale superius vom Vagus abzweigt, und c) durch die *Rami laryngopharyngei* (14), die aus zwei bis drei dem unteren Pol dieses Ganglion angehörenden Faserbündeln entstammen. Sie teilen sich in zahlreiche zarte Fasern, die gegen die Seitenwände des Pharynx und des Larynx ziehen. Ihre weite, pinselartige Verbreitung sieht man am besten, wenn man die genannten Faserbündel oder das Ganglion abhebt und dadurch die Fasern spannt. Einige Fasern erreichen auch den cranialen Teil der Pars cervicalis des *Oesophagus*, der zusätzlich auch Rami oesophagei trunci sympathici und Fäden von den Rami laryngei trunci sympathici (40) bekommt.

2. Der *Larynx* erhält zahlreiche Fäden aus den im vorhergehenden Absatz geschilderten *Rami laryngopharyngei* (14). Außerdem kommen einige zarte Zweige über den Truncus sympathicus cervicalis als *Rami laryngei trunci sympathici* (40) vom Ganglion cervicale superius. Endlich bringt auch der *Nervus laryngeus superior* (38) sympathische Fasern vom Halsgrenzstrang und damit vom oberen Halsganglion. Der *Plexus laryngeus* dehnt sich bis zum oberen Drittel der *Trachea* aus. Besonders möchte ich darauf hinweisen, daß die Larynxversorgung somit mehrfach angelegt ist und zwischen links und rechts sich ein Unterschied nicht feststellen ließ. Mannu spricht nämlich von nur einem sympathischen Kehlkopf-ast, der nur links vorkommen soll.

3. Die sympathischen Fasern der *Glandula thyreoidea* und der *Glandulae parathyreoideae* liegen in den vorerwähnten *Rami laryngei trunci sympathici* (40), die auch bei jugendlichen Tieren einen großen Teil der Versorgung des Thymus enthalten.

Sämtliche hier erwähnten Organe sind aber auch durch die *Plexus perivasculares*, die sich an den Plexus caroticus communis anschließen, sympathisch versorgt.

### Zusammenfassung

1. Untersuchungen über das Ganglion cervicale superius und die Pars cephalica systematis autonomici des Rindes haben besondere morphologische und topographischen Eigenschaften ergeben, die wesentlich durch die Rückbildung der A. carotis interna bedingt sind.

2. Die Pars cephalica des Sympathicus besteht aus einem ca. 40 mm langen, 5 bis 8 mm breiten und 2 mm dicken Nervenfaser-

bündel (*Fasciculus cephalicus*), das aus dem dorsalen Pol des Ganglion hervorgeht. An der Schädelbasis teilt sich der *Fasciculus* fontänenartig, indem ein Teil der Nervenfaserbündel bogenförmig nasal und ein Teil geradlinig frontal durch das Foramen lacerum orale, die *Fibrocartilago basalis* und die *Dura mater* in die Schädelhöhle gelangen, der dritte Teil der Faserbündel in caudalem Bogen zu den aus dem Foramen jugulolacerum tretenden Hirnnerven zieht.

3. Die in die Schädelhöhle eintretenden Faserbündel sind *Rami communicantes*, die an das Ganglion semilunare und an den Nervus abducens, ferner an das Rete mirabile und an die Hypophyse makroskopisch feststellbare Fasern abgeben. Diese Faserbündel des *Fasciculus cephalicus* entsprechen dem Nervus caroticus internus. Die im Bogen kaudal ziehenden Fasern stellen die *Rami communicantes* zum IX., X., XI. und XII. Hirnnerven dar und repräsentieren den Nervus jugularis.

4. Im Bereiche des Ganglion semilunare können in die sympathischen Fasern einige (zwei bis vier) griebkorngroße Ganglien eingeschaltet sein. Sie sind besonders bei jugendlichen Tieren anzutreffen und bezeugen, daß im *Fasciculus cephalicus* nicht nur postganglionäre, sondern auch praeganglionäre Fasern verlaufen.

5. Der Nervus petrosus profundus (major) geht nicht aus einem Plexus caroticus internus hervor, sondern verbindet sich an der Schädelbasis extrakraniell als Faden des oralen Faserbündels des *Fasciculus cephalicus* mit dem Nervus petrosus superficialis major zum Nervus canalis pterygoidei.

6. Eine oberflächliche akzessorische Halsganglienkette, die parallel zur tiefen (*Nervus vertebralis*) und zum cervicalen Hauptstrang (*Truncus vagosympathicus*) verläuft, ist beim Rind vorhanden. Sie besteht aus drei bis fünf Ganglien in der Maximalgröße eines halben Reiskorns, die im Bereiche der oberen Halssegmente in den Plexus cervicalis eingeschaltet sind.

7. Ein aus dem Ganglion cervicale superior abzweigender Nervus cardiacus cervicalis superior wurde nicht festgestellt.

### Schrifttum

Damböck, A.: Die Hautinnervation der Extremitäten des Rindes. Mit 44 Abb. Inaug. Diss. Anat. Inst. Tztl. Hsch. Wien, 1955. — Frewein, J.: Beitrag des Nervus sympathicus an der Innervation des Rindermagens. Inst.



Arb., Anat. Inst. Tztl. Hsch. Wien, 1957. — Girolla, W.: Der Nervus phrenicus des Rindes. Mit 17 Abb. Inaug. Diss. Anat. Inst. Tztl. Hsch. Wien, 1955. — Hirt, A.: Die vergleichende Anatomie des sympathischen Nervensystems der Wirbeltiere von Bolk. Göppert, Kallius und Lubosch. Urban u. Schwarzenberg, Wien u. Berlin. Hb. d. vgl. Anatomie **2** (1913) 685–776. — Laruelle, M.: Les bases anatomiques du système autonome cortical et bulbo-spinal. Congr. neur. int. Copenhague, 21–25 août 1939, Rev. neurol., **72**, 4 (1939) 349–360. — Mannu, A.: Ricerche anatomo-comparative sul Sympathico cervicale nei Mammiferi. Int. Msch. Anat. Phys. Leipzig **30** (1914) 49–168. — Moritz, A.: Verlauf und Verbreitung der Nervi vagi am Rindermagen. Inaug. Diss. Anat. Inst. Tztl. Hsch. Wien, 1957. — Schachtschabel, A.: Der Nervus facialis und trigeminus des Rindes. Inaug. Diss. Univ. Leipzig 1908. — Schaller, O.: Die periphere sensible Innervation der Haut am Rumpfe des Rindes. Wien. tierärztl. Msch. **43** 6 (1956) 346–368. — Schreiber, J.: Die anatomischen Grundlagen der Leitungsanästhesie beim Rind. I. Kopfnerven. Wien. tierärztl. Msch. **42** (1955) 129–153. — Schreiber, J.: Die anatomischen Grundlagen der Leitungsanästhesie beim Rind. II. Rumpfnerven. Wien. tierärztl. Msch. **42** (1955) 471–491. — Schreiber, J.: Die anatomischen Grundlagen der Leitungsanästhesie beim Rind. III. Nerven der Vorderextremität. Wien. tierärztl. Msch. **43** (1956) 274–287. — Schreiber, J.: Die anatomischen Grundlagen der Leitungsanästhesie beim Rind. IV. Nerven der Hinterextremität. Wien. tierärztl. Msch. **43** (1956) 673–705. — Tandler, J.: Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammaliern. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, **67** (1898) 1–108. — Tandler, J.: Zur Entwicklungsgeschichte der arteriellen Wundernetze Anat. Hefte **31**, 94 (1906) 235–267. — Villiger-Ludwig: Die periphere Innervation. 11. Aufl., Benno Schwabe u. Co., Basel, 1957.

Prof. Dr. Josef Schreiber, Wien III, Linke Bahngasse 11

## **Prominentiae osseae transitoriae Mandibulares et Maxillares Equorum<sup>1</sup>**

Von

**V. Simić und Ž. Janković**

Mit 10 Abbildungen

(Eingegangen am 12. Dezember 1957)

Bei der Sektion des Kopfes von Jungpferden verschiedener Rassen haben wir beobachtet, daß in der Wurzelgegend der ständigen Prämolaren Ausbuchtungen in Form von Hyperostosen an den ventralen Rändern des Unterkiefers erscheinen. Ebenso sind am Oberkiefer dünnwandige osteoporöse Ausbuchtungen zu beobachten, die manchmal an der äußeren und inneren Wand der Maxillarknochen perforieren. Die Vorwölbungen an den Kiefern zeigen sich in der Zeit zwischen dem Ausfall des Milchgebisses und dem Durchbruch der ständigen Prämolaren. Sie bleiben eine Zeit bestehen und verschwinden dann nach der Eruption der ständigen Prämolaren in die Mundhöhle der Reihe nach. In einigen Fällen verschwinden sie nicht ganz, sondern bleiben symmetrisch oder asymmetrisch länger als gewöhnlich bestehen. In seltenen Fällen werden Anomalien beobachtet. Sie beeinflussen Form und Größe der Nasengänge und die oralen Teile der Maxillarsinus. Sie können auch die Veränderungen der ständigen Prämolaren verursachen.

Solche und ähnliche Erscheinungen haben wir in der zugänglichen Literatur nicht gefunden, was uns Anlaß gab, dieselben durchzuprüfen.

### **Material**

Untersucht wurden 65 Kopfskelette englischer Voll- und Halbblutpferde und Pferde unbekannter Rassen. Von diesen Pferden

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

waren 7 jünger als 2 Jahre, 15 Pferde waren 2 bis 5 Jahre alt und 43 Tiere waren älter als 5 Jahre. Hinzu kommen 6 nicht skelettierte Pferdeköpfe von Schlachttieren, die zwischen 2 und 5 Jahre alt waren. Weiterhin wurde das Problem an lebenden Tieren der Gestüte „Fruschka Gora“ und „Sobnatica“ und an 52 Pferden des Belgrader Hypodrom (englische Voll- und Halbblutpferde und amerikanische Traber) im Alter von 2 bis 5 Jahren studiert.

### Befunde

Beobachtung und Vergleich der Unterkiefer von Pferden verschiedenen Alters ergaben, daß die ersten, schwach ausgebildeten Prominenzen an den ventralen Kiefernändern unterhalb der ständigen Prämolaren am Ende des zweiten oder Anfang des dritten Lebensjahres erscheinen. Zu dieser Zeit sind die Milchprämolaren<sup>1</sup> noch nicht ausgefallen und die Ersatzzähne noch nicht in die Mundhöhle durchgebrochen. Die Prominenzen bleiben eine Zeitlang bestehen, verschwinden aber gewöhnlich im Alter von  $2\frac{1}{2}$  Jahren unmittelbar nach der Eruption der ersten bleibenden Prämolaren.

Nach dieser Zeit treten erneut Prominenzen an den Rändern der Unterkiefer unmittelbar unterhalb der bleibenden Prämolaren auf. Diese Prominenzen sind stärker ausgeprägt als die am Milchgebiß beobachteten. Sie bleiben auch dann bestehen, wenn an der Durchbruchstelle der bleibenden aboralen Prämolaren weitere Verdickungen entstehen (Abb. 1 und 2). Nach dem Durchbruch der zweiten bleibenden Prämolaren verkleinern sich die erwähnten Verdickungen und verschwinden schließlich um das 4. Lebensjahr ganz.

Bei Pferden im Alter von  $2\frac{1}{2}$  bis 3 Jahren erscheinen ähnliche Prominenzen auch unterhalb der dritten bleibenden Prämolaren (Abb. 2). Zusammen mit den vorausgegangenen Verdickungen an den Ventralrändern der Unterkiefer verkleinern sie den Raum zwischen den Kiefern. Letztere halten sich am längsten und verschwinden gewöhnlich bei 5 Jahre alten Tieren. Sie können gelegentlich auch bei älteren Pferden beobachtet werden, verschwinden aber später ohne sichtbare Folgen.

---

<sup>1</sup> An unseren Präparaten haben wir die oralen Prämolaren mit der römischen Ziffer I, die mittleren mit II und die aboralen Prämolaren mit der Ziffer III gekennzeichnet.

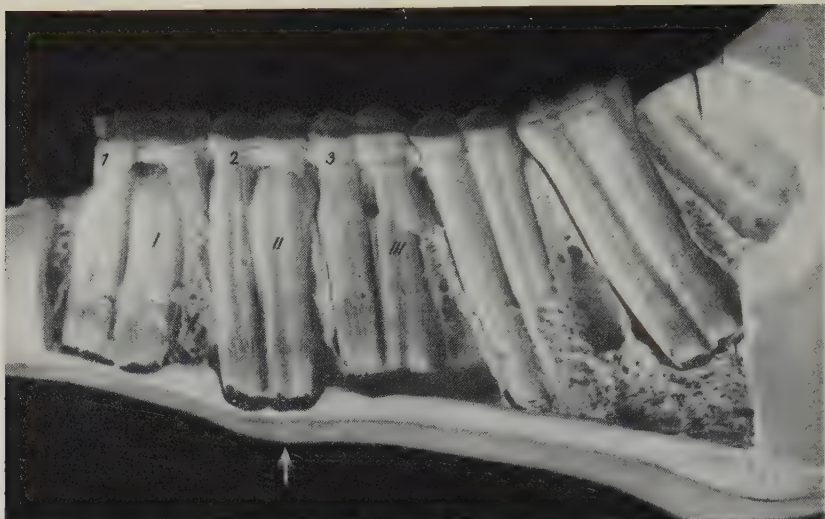


Abb. 1. Ansicht der Milch- (1, 2, 3) und der bleibenden (I, II, III) Prämolaren und Molaren mit Prominenz unterhalb des zweiten ständigen Prämolaren der linken Außenseite des Pferdeunterkiefers. Alter des Tieres um  $2\frac{1}{2}$  Jahre

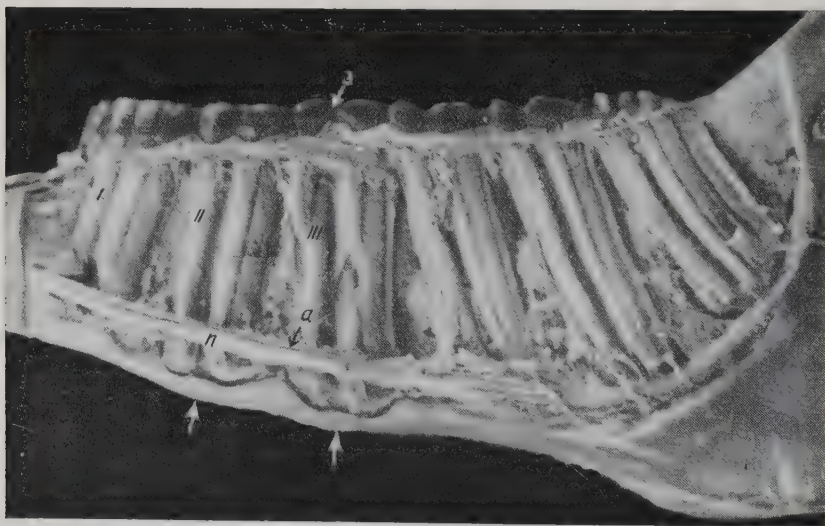


Abb. 2. Ansicht des dritten Milchprämolaren (3), der bleibenden Prämolaren und Molaren. Lage der Blutgefäße und Nerven (a. v. und n. alveolaris mandibulae) der Innenseite des rechten Pferdeunterkiefers. Alter des Tieres um  $3\frac{1}{2}$  Jahre



Es ist erwähnenswert, daß die Ventralränder der Unterkiefer vor dem Ausfall der Milchprämolaren und vor dem Auftreten der erwähnten Prominenzen flach und ein wenig abgerundet geformt sind.

Nach der Ausbildung solcher Prominenzen verdicken sich die Kiefernänder an diesen Stellen und bilden unterhalb der Wurzeln der zweiten und dritten bleibenden Prämolaren bogenförmige Knochenwülste (Abb. 2). Verschwinden die Prominenzen, so werden die Ventralränder der Unterkiefer nach und nach flacher und die bogenförmigen Wülste bilden sich zurück (Abb. 3). Bei älteren Tieren ist der Kiefferrand vielfach scharfkantig.



Abb. 3. Ansicht der bleibenden Prämolaren (I, II, III) und der Molaren. Verkleinerung der Prominenzen unterhalb des III. bleibenden Backenzahnes der linken Außenseite des Pferdeunterkiefers. Etwas mehr als 5 Jahre altes Tier

Diese Knochenverdickungen können auch an lebenden Pferden bemerkt und abgetastet werden. Sie finden sich an den Wurzeln der zweiten und dritten bleibenden Prämolaren und zwar an den ventralen Rändern der Unterkiefer, an welchen sie als knollige Ausbuchtungen ungleicher Größe unterhalb der Haut hervorragen (Abb. 4).

Um zu erfahren wie diese Knochenveränderungen entstehen, haben wir die Knochenlamellen der Unterkiefer abgenommen. So

konnten wir Lage und Stellung der Milchprämolaren und ihrer Ersatzzähne überprüfen. Dabei beobachteten wir unter und zwischen den Wurzeln der Milch- und Ersatzzähne größere Spongiosamassen (Abb. 5). Während des ersten Zahnwachstums, besonders der proximalen Teile der bleibenden Prämolaren, bildet sich diese Spongiosa stufenweise zurück (Abb. 1 und 2). Es ist bekannt, daß Osteoblasten und Osteoklasten den Knochen formen. Wir beobachteten ihre sinnvolle Tätigkeit, indem sie durch Abbau der Spongiosa den Raum für Ausbreitung und Wuchs der ständigen Prämolaren schaffen. An unseren Präparaten bemerkt man, daß die Zerstörung der Spongiosa dann einsetzt, wenn die proximalen Teile der bleibenden Prämolaren die innere kompakte Knochenlamelle erreichen. Wir glauben, daß die proximalen Teile der bleibenden Prämolaren durch ihren Wachstumsdruck an den inneren Kompaktaschalen der Unterkiefer Vertiefungen verursachen. Diese tastet man äußerlich an den Ventralrändern der Unterkiefer als Knochenwülste. Durch Aktivierung der osteogenetischen Schicht des Periostes wird an diesen Stellen Knochen aufgetragen und somit eine Perforation der Kompakta verhindert. Wir konnten beobachten, daß dieser Umbau der Knochensubstanz aufhört, sobald die Milchprämolaren aus-



Abb. 4. Ansicht der Prominenzen an dem ventralen Rande unterhalb des II. und III. Prämolaren der linken Seite des Unterkiefers einer Stute im Alter von 3 Jahren

fallen und die bleibenden Prämolaren in die Mundhöhle durchbrechen. Der Druck der proximalen Teile der bleibenden Prämolaren an den Knochenlamellen läßt nach, weil sie von den Milchzähnen nicht mehr bedrängt werden. Dieser Vorgang ermöglicht auch ein Abrücken der proximalen Teile der bleibenden Prämolaren von der Innenfläche des Kiefers, auf den sie den Druck ausgeübt haben. Gleichzeitig verkleinern sich die Vertiefungen an der Innenseite als auch die Prominenzen an der Außenseite der ventralen Ränder der Unterkiefer, was wir an einer Reihe von Präparaten festgestellt haben. Das führt auch dazu, daß sich die verdünnten Stellen an den ventralen Rändern des Unterkiefers durch Erneuerung des Knochengewebes reparieren und die Kiefernänder nach Rückbildung dieser Verdickungen wieder eine normale Form annehmen (Abb. 3).

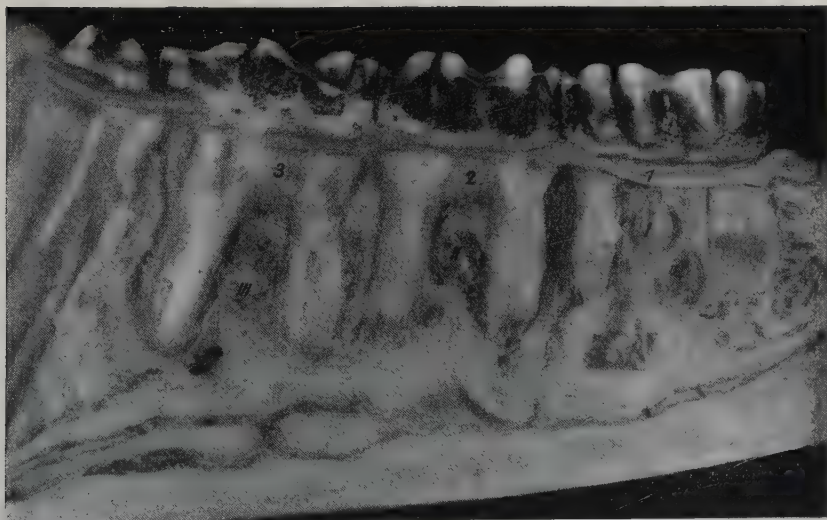


Abb. 5. Ansicht der ausgewachsenen Milchprämolaren (1, 2, 3). Unterhalb derselben der Keim der bleibenden Prämolaren (I, II, III). Innenseite des linken Unterkiefers eines 1½ Jahre alten Pferdes

Es ist weiterhin hervorzuheben, daß die progressive Entwicklung der bleibenden Prämolaren durch ihre Annäherung an die innere kompakte Knochenplatte des Kiefers nicht nur die Spongiosastruktur, sondern auch die Blutgefäße und Nerven des Unterkiefers

beeinflusst. Diese werden durch die proximalen Teile der bleibenden Prämolaren verdrängt, ändern ihre Lage und stellen sich medial zwischen die Innenseite der medialen Lamina des Unterkiefers und den proximalen Teilen der bleibenden Prämolaren. Durch die Eruption der ständigen Prämolaren in die Mundhöhle wird die Lage der erwähnten Blutgefäße und Nerven nochmals geändert, weil sich die proximalen Teile der bleibenden Prämolaren nach distal verschieben und sich von der Innenseite, auf welche sie den Druck ausgeübt haben, entfernen. Diese Verschiebung schafft unmittelbar zwischen diesen proximalen Teilen der bleibenden Prämolaren und der Wandung des Kiefers einen freien Raum. Hier nehmen die erwähnten Gefäße und Nerven die Normallage wieder ein. Etwa gleichzeitig sind die oben erwähnten Umbauvorgänge an der Spongiosa zu beobachten, die ja auch mit den Verschiebungen der proximalen Teile der bleibenden Prämolaren in Zusammenhang stehen (Abb. 3). Beobachtungen, wie wir sie hier mitteilen, sind in der Literatur unbekannt.

Ausbuchtungen an der äußeren und inneren Lamina der Maxilla finden wir an einer Reihe unserer Präparate. Wenn sie auch in gleicher Weise, wie oben beschrieben, entstanden sind, so unterscheiden sie sich doch von jenen am Unterkiefer. An der Maxilla erscheinen sie als dünnwandige, sehr oft osteoporöse und manchmal auch als perforierende Prominenzen.

Die ersten Erscheinungen zeigen sich an den äußeren oder inneren Laminae der Oberkiefer, vielfach auch an beiden Laminae gleichzeitig. Sie sind in der Höhe der proximalen Teile der ersten bleibenden Prämolaren, 3 bis 4 cm oroventral vom Foramen infraorbitale, beiderseitig zu beobachten (Abb. 6). Diese Befunde konnten an 1½ bis 2 Jahre alten Tieren erhoben werden, d. h. während eines Zeitabschnittes, in dem die ersten Milchprämolaren noch nicht ausgefallen und die ständigen noch nicht in die Mundhöhle durchgebrochen sind, noch vor dem Auftreten der ersten Prominenzen am Unterkiefer. Die Prominenzen der Maxilla sind dünnwandig und meistens nicht osteoporotisch. An ihnen bemerkt man zwei fast durchsichtige, aber nicht perforierte Stellen, was charakteristisch für diese Prominenzen ist. Wenn die ersten Milchprämolaren ausgefallen und die ständigen in die Mundhöhle durchbrechen, beginnen sich diese Prominenzen zu verkleinern und verschwinden bei Tieren im Alter von 3 bis 4 Jahren fast völlig.



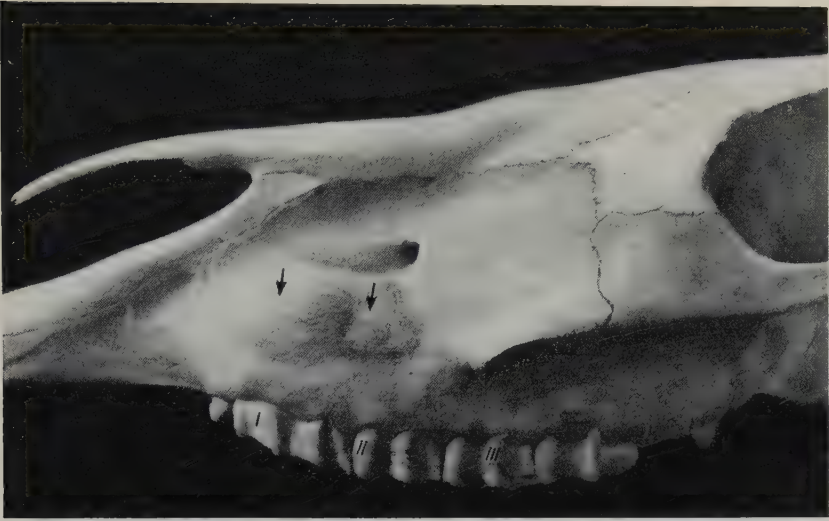


Abb. 6. Ansicht eines linken Oberkiefers mit Prominenz am äußeren Blatt der Maxilla in der Gegend der I. und II. bleibenden Prämolaren. 2 Jahre altes Tier



Abb. 7. Ansicht des linken Oberkiefers mit Osteoporosen und perforierten Prominenz an der Außenseite der Maxilla in der Gegend der bleibenden Prämolaren (I, II, III). Alter des Tieres um  $3\frac{1}{2}$  Jahre

Bei 2 bis  $2\frac{1}{2}$  Jahre alten Tieren erscheinen in den Gegenden der proximalen Teile der zweiten bleibenden Prämolaren ähnliche etwas größere und dünnwandigere Prominenzen. Diese äußeren Prominenzen werden oroventral, nahe den Foramina infraorbitalia aufgeworfen (Abb. 6 und 7), deren Form und Größe sie beeinflussen können. An ihnen treten in vielen Fällen Osteoporosen oftmals mit Perforationen auf. Durch Abheben des Periostes an diesen Stellen sind die proximalen Teile der Zähne bzw. die Wurzeln der zweiten ständigen Prämolaren zu sehen (Abb. 7), welche manchmal etwas nach außen ragen. Diese Prominenzen finden sich unmittelbar unterhalb des N. infraorbitalis, so daß sie ihn anheben und vortreiben (Abb. 8). Die wellenartigen Furchen und Windungen sind wahrscheinlich durch Aktivierung des Periostes entstanden,

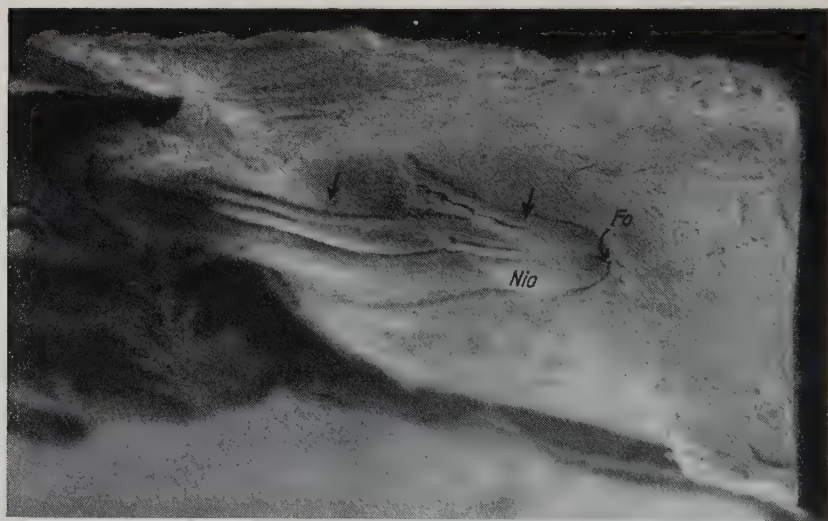


Abb. 8. Ansicht der Prominenzen der Außenseite der linken Maxilla in der Gegend der I., II. und III. bleibenden Prämolaren, die den N. infraorbitalis bei einem Pferde im Alter von  $2\frac{1}{2}$  Jahren von unten gehoben haben

das durch Apposition an den verdünnten Stellen der äußeren Lamina das zerstörte Knochengewebe erneuert hat (Abb. 6). Nach dem Durchbruch der zweiten bleibenden Prämolaren in die Mundhöhle beginnt die Verkleinerung der Prominenzen, die mit drei bis viereinhalb Jahren des Tieres ganz verschwinden. In ein-

zelenen Fällen können Reste auch nach dieser Zeit noch beobachtet werden.

Ähnliche, nur etwas kleinere Ausbuchtungen als die vorhergehenden, erscheinen im Alter von  $2\frac{1}{2}$  bis 3 Jahren oberhalb der proximalen Teile der dritten bleibenden Prämolaren des Oberkiefers. Diese brechen aboral vom Foramen infraorbitale der entsprechenden Seite durch, dessen Form sie ebenso beeinflussen können wie die Form des gleichnamigen Kanals. Auch die Wandstruktur des Sinus maxillaris erfährt Veränderungen (Abb. 7). In einzelnen Fällen beobachtet man an diesen Ausbuchtungen und Perforationen. Diese Prominenzen verschwinden gewöhnlich um das 5. Lebensjahr des Tieres. Solche Ausbuchtungen erscheinen auch an den inneren Laminae der Maxilla, dorsal von der Crista

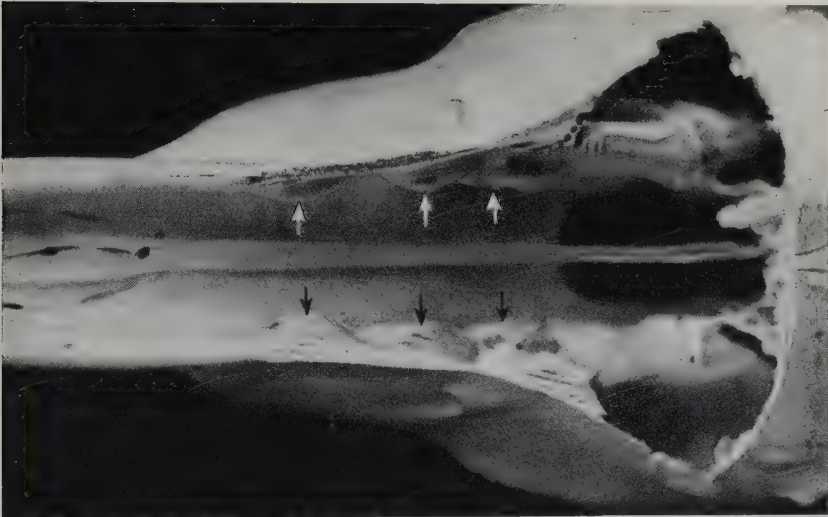


Abb. 9. Ansicht des dorsalen Teiles der Nasenhöhle eines Pferdes im Alter von  $2\frac{1}{2}$  Jahren. Die Pfeile weisen auf die Prominenzen an den Innenseiten der Maxilla über den entsprechenden bleibenden Prämolaren

maxilloturbinalis in derselben Reihenfolge und zur gleichen Zeit wie die entsprechenden Prominenzen an den äußeren Laminae der Maxilla (Abb. 9). Sie ragen mehr oder weniger in die Nasenhöhle hinein, deren Weite sie beeinflussen, und üben einen gewissen Druck auf die oralen Teile der ventralen Nasenmuscheln (recessus con-

charum) aus, unterhalb denen sie sich befinden. Wird diese Nasenmuschel entfernt, so zeigen sich unter ihr Prominenzen, die in die Nasenhöhle ragen. Man sieht eine Ausbuchtung neben der anderen. In einigen Fällen zeigen sich an diesen Prominenzen Osteoporosen, die manchmal tiefe Perforationen aufweisen.

Durch Vergleich haben wir festgestellt, daß die äußeren und inneren Ausbuchtungen an den Laminae der Maxilla eines Tieres unterschiedlich groß sind. Sind die äußeren Ausbuchtungen größer, so sind die entsprechenden inneren kleiner und umgekehrt.

Prominenzen an den äußeren Laminae der Maxilla, die durch Gesichtsmuskeln, wie *M. levator labii maxillaris proprius* und *M. levator nasolabialis* bedeckt sind, sind am lebenden Tier kaum zu sehen, können aber durch Palpation festgestellt werden. Die Ausbuchtungen an den inneren Laminae der Maxilla an lebenden Tieren sind weder zu sehen noch zu tasten. Sie können aber eine Störung der Atmung verursachen.

Um diese Fälle besser beurteilen zu können, haben wir die äußeren Laminae der Maxilla entfernt. Es wurde festgestellt, daß Stellung und Lage der Milch- und der bleibenden Prämolaren etwa denen des Unterkiefers entsprechen. Außerdem bemerkten wir, daß die Wurzeln der bleibenden Prämolaren des Oberkiefers vor ihrem Durchbruch ebenso stark wie ihre distalen Teile sind. Der Raum zwischen den äußeren und inneren Laminae der Maxilla wird gegen das Nasenbein und gegen das *Os incisivum* immer enger. Hier verschieben sich die Wurzeln der bleibenden Prämolaren vor ihrem Durchbruch in die Mundhöhle. Da sich die proximalen Teile der ständigen Prämolaren gegen Nasenknochen und Zwischenkiefer verschieben, gelangen sie in den verengten Raum zwischen die beiden Knochenplatten der Maxilla und üben dabei einen Druck aus, der die erwähnten Ausbuchtungen verursacht.

Die beschriebenen Knochenveränderungen an den ventralen Rändern der Unterkiefer und den Kompaktaschalen der Maxilla sind bei allen Jungpferden zur Zeit des Zahnwechsels zu beobachten. Sie bilden sich darauf zurück. Bei einigen Tieren sind sie in stärkerem Maße, bei anderen weniger ausgebildet.

Wir haben einen Fall erlebt, der ein Beispiel für die Folgen einer schlechten Zahnstellung während des Zahnwechsels ist. Der dritte rechtsseitige Prämolare hatte seine Lage und Expansionsrichtung so



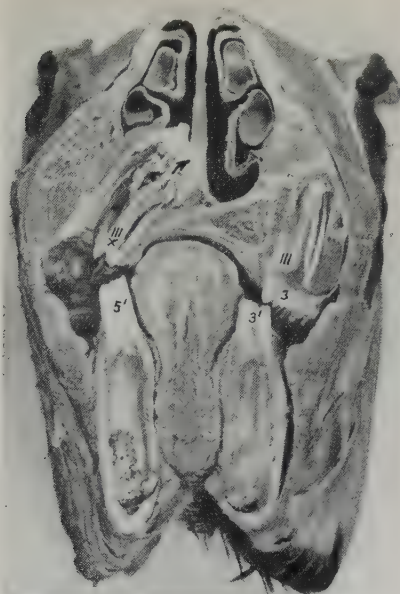


Abb. 10. Die unregelmäßige Lage des rechten dritten bleibenden Prämolaren des Oberkiefers (III x), dessen Wurzel sich dorsomedial verschoben hat, so daß er unterhalb der Schleimhaut in dem Meatus nasi ventralis der rechten Hälfte der Nasenhöhle prominiert. 3, 3' — die dritten Milchprämolaren des Oberkiefers; 3' 5' — die dritten Milchprämolaren des Unterkiefers; III — der dritte linke ständige Prämolare; III x — die unregelmäßige Lage des rechten dritten bleibenden Prämolaren. Pferd im Alter von 3 Jahren

geändert, daß sein Vorschub gegen die innere Lamelle der Maxilla und somit gegen den Sinus maxillaris und die Nasenhöhle gerichtet war, deren Struktur er stark verändert hatte (Abb. 10).

### Diskussion

Zahnentwicklung und Zahnwechsel laufen bei allen Haussäugetieren in gleicher Weise ab. Dagegen werden Prominenz an den Unter- und Oberkiefen, wie wir sie bei Pferden feststellten, nicht bei allen Haussäugetieren bemerkt.

Die Frage, warum die beschriebenen Knochenveränderungen nur bei Pferden zu beobachten sind, obwohl die Wachstums- und Ersatzvorgänge fast dieselben sind, läßt sich vielleicht dadurch beantworten, daß die bleibenden Prämolaren der Pferde die längsten unter allen Zähnen der Haussäugetiere sind. Eine Ausnahme bilden die Molaren der Equiden, die wie auch bei den anderen

Säugetieren keinem Zahnwechsel unterliegen. Den bleibenden Prämolaren fehlt es in der Mitte des Kiefers am notwendigen Raum für ihre weitere Entwicklung während ihres maximalen Wachstums unmittelbar vor dem Durchbruch in die Mundhöhle. Ihre Wurzeln stoßen auf den Widerstand der Compacta der ventralen Ränder des Unter- und Oberkiefers. Der Druck, den die Wurzeln der bleibenden Prämolaren auf die Compacta ausüben, ist die Ursache für die Entstehung der Vertiefungen auf der Innenseite der Compacta. Diesen entsprechen außen die Verdickungen der ventralen Ränder der Unterkiefer und den dünnwandigen manchmal osteoporösen und perforierten Ausbuchtungen auf den äußeren und inneren Compactablättern der Maxilla, was wir in unseren Untersuchungen als *Prominentiae osseae transitoriae mandibulares et maxillares* bezeichnet haben.

In der Literatur werden bestimmte Ausbuchtungen an der Maxilla als osteofibröse Veränderungen bezeichnet. Sie werden nicht nur bei jungen Pferden, sondern auch bei anderen Haussäugetieren beschrieben. Nach unseren Untersuchungen sind wir im Zweifel, ob nicht diese Veränderungen in manchen Fällen (vor allem bei Pferden) mit den Ausbuchtungen, die wir feststellten, verwechselt werden.

Es ist bekannt, daß zur Zeit des Zahnwechsels auch andere Veränderungen an den Kieferknochen vorkommen. Diese Knochen wachsen zu dieser Zeit in die Länge und Breite. Die Prämolaren verschieben sich, wie beschrieben, in senkrechter Richtung. Sie machen außerdem Bewegungen in oraler und ein wenig lateraler Richtung, was sich an ihrer Lage zum Foramen infraorbitale feststellen läßt.

Diese Wachstumsveränderungen der Kieferknochen beeinflussen das Entstehen und Verschwinden der beschriebenen Ausbuchtungen nicht wesentlich.

Solche Ausbuchtungen können, wenn sie auch vorübergehende Erscheinungen sind und oft unbemerkt und ohne sichtbare Folgen entstehen und verschwinden, für den Kliniker und den Praktiker von Bedeutung sein, da sie gelegentlich zu einer falschen Diagnose Anlaß geben. In solchen Fällen können sie als ein Ausdruck eines pathologischen Zustandes während des Wachstums der Prämolaren, besonders während des Zahnwechsels, betrachtet werden.

Normalerweise können die Prominenzen, die wir an den Kiefern der jungen Pferde feststellen, nicht als Anomalien oder als Folgen

von Entwicklungsstörungen betrachtet werden. Sie sind weder Wachstumsfehler noch Erkrankungen, sondern normale, vorübergehende Erscheinungen an den Kiefern der Pferde, die während des Zahnwechsels vorkommen.

### Zusammenfassung

Während des Zahnwechsels der Milchprämolaren erscheinen an den Kieferknochen aller Pferderassen in der Gegend der ständigen Prämolärwurzeln vergängliche Knochenprominenzen (Prominentiae osseae transitoriae mandibulares et maxillares equorum).

Sie treten außen an den ventralen Rändern der Unterkiefer in Gestalt von Hyperostosen und an den äußeren und inneren kompakten Knochenschalen der Maxilla in der Form von dünnwandigen, sehr oft osteoporösen und oftmals perforierenden Ausbuchtungen auf.

Sie erscheinen der Reihe nach in der Zeit vor dem Ausfall der Milch- und dem Durchbruch der bleibenden Prämolaren. Sie bleiben eine Zeit bestehen und verschwinden dann in der Reihenfolge ihres Auftretens. Sie stellen keine Entwicklungsfehler dar oder sind eine Folge eines pathophysiologischen Zustandes, von Anomaliefällen abgesehen.

Sie entstehen unter dem Druck der Wurzeln der bleibenden Prämolaren, den sie an den inneren Flächen der Kieferknochencompacta ausüben. Den verhältnismäßig langen bleibenden Pferdeprämolaren fehlt vor dem Ausfall der Milchprämolaren ein genügend freier Raum für die intraalveolare Entwicklung.

Das Wissen um die Entwicklung und die Rückbildung dieser Prominenzen kann, da sie ohne Folgen unbemerkt verschwinden, den Kliniker und den Praktiker vor einem Irrtum und vor einer fehlerhaften Diagnose bewahren.

### Schrifttum

Ellenberger, W., und H. Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere 17. und 18. Aufl. Berlin 1932, 1943. — Graovac, Ž.: Osnovi dečje stomatologije, Beograd 1954. — Klimov, F. A.: Anatomia domaćih životnih, Tom pervii, 2-e izdanje ispravlenoe, Moskva 1941. — Kostić, A.: Osnovi embriologije, Beograd 1948. — Küpfer, M.: Backzahnstruktur und Molarentwicklung bei Esel und Pferd, Jena 1937. — Lesbree, X. F.: Précis d'extérieur du cheval, troisième édition, Paris 1930. — Pirila, H.: Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 102, H. 1, 1933, 107–168. — Silbersiepe, E., und E. Berge: Spezielle Chirurgie für

Tierärzte und Studierende 1950. — Simić, V.: Morphologie und Eigenschaften der Zähne der Haussäugetieren, Vet. Glasnik 3, 1955, Beograd. — Sisson, S.: The Anatomy of the Domestic Animals, Philadelphia 1950. — Widdowson, W. T.: Special or Dental Anatomy and Physiology and Dental Histology, Human and Comparative, Volume II, Seventh Edition 1946. — Widdowson, W. T.: Special or Dental Anatomy and Physiology and Dental Histology, Human and Comparative, Volume I., Seventh Edition 1948. — Zietzschmann, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere, Berlin 1924. — Zietzschmann, O., und O. Krölling: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere, Berlin 1955.

Prof. Dr. Vladeta Simić,  
Dr. Živorad Janković,  
Beograd, Bul. Jug. Armije 18  
Jugoslavien



## **Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen**

### **III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen<sup>1</sup>**

Von

**H. Stephan**

Mit 1 Abbildung und 3 Tabellen

(Eingegangen am 13. Januar 1958)

I. Einleitung .....	853
II. Material und Methodik .....	855
III. Befunde.....	857
IV. Versuch einer Rangordnung .....	866
V. Ergebnisse .....	877
VI. Zusammenfassung .....	878
VII. Schrifttum .....	879

### **I. Einleitung**

In den ersten beiden Mitteilungen über vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen (Stephan, 1956) ist näher begründet worden, warum es zur Klärung bestimmter Fragen der Hirnevolution ein erstrebenswertes Ziel ist, Gehirne einer möglichst großen Anzahl unterschiedlicher Insektivoren zu untersuchen. Hier sei wiederholt, daß sich die so unterschiedlichen Ordnungen der plazentalen Säugetiere im frühen Tertiär aus Insektivoren bzw. insektivorenartigen Primitivformen herausdifferenziert haben. Die insektivoren Ursprungstypen der einzelnen rezenten Ordnungen sind nicht näher bekannt. Für die Primaten,

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

denen wir in späteren Arbeiten unsere besondere Aufmerksamkeit zuwenden wollen, nehmen wir mit Simpson (1945) igelähnliche Vorfahren an. Viele der Insektivoren haben sich bemerkenswerterweise fast unverändert bis in die Gegenwart hinein erhalten, und es liegt nahe, sie neben fossilen Formen zur Interpretation phylogenetischer Frühzustände heranzuziehen. Für Fragen der Hirnevolution ist dies von großer Bedeutung, denn von den Gehirnen fossiler Tiere wissen wir nur einiges über die äußere Form, nämlich dank des Endocranialausgusses, wir können aber nichts über das Innere und die Strukturen aussagen. Wenn wir aber rezente Tiere stellvertretend für die ausgestorbenen Vorfahren der höheren Plazentalier einsetzen können, dann wird es möglich, auch der Beantwortung solcher Fragen näher zu kommen, wenn wir die Ergebnisse mit der notwendigen Sorgfalt interpretieren.

Unsere Untersuchungen haben das Ziel, 1. die allgemein verbindlichen Merkmale des Insektivorengehirns herauszuarbeiten (als Basis für den Vergleich mit Gehirnen solcher rezenter Plazentalierordnungen, deren insektivorer Ursprungstypus nicht näher bekannt ist) und 2. zu prüfen, ob sich an Hand von Hirnmerkmalen Hinweise auf solche Ursprungstypen ergeben.

Als allgemein verbindliches Charakteristikum aller Insektivorengehirne gilt ihr geringer Entwicklungsgrad (Cerebralisationsgrad nach Portmann und Wirz). Die Beurteilung des Entwicklungsgrades eines Gehirns ist jedoch sehr schwierig, denn es handelt sich um ein sehr komplexes Merkmalssyndrom, das sich aus vielen sehr unterschiedlich zu bewertenden Einzelmerkmalen zusammensetzt. Zu seiner Beurteilung sollten möglichst viele solcher Einzelmerkmale herangezogen werden. Besonders hoch zu bewerten ist sicherlich der Ausbildungsgrad des bei allen niederen Säugetieren noch gering entfalteten Neocortex, der die höchstentwickelten Nervenzentren beherbergt und die Tendenz hat, sich im Laufe der Phylogenese progressiv zu vergrößern. Exakte Vergleiche über die Größe des Neocortex bei den verschiedenen Insektivorentypen liegen bislang nur vereinzelt vor (Wirz, 1950; Stephan, 1956), und wir kennen noch nicht die vollständige Breite der verwirklichten Abwandlungsmöglichkeiten dieses Merkmals bei Insektivoren. Die zu diesem Zweck begonnenen metrischen Untersuchungen werden fortgesetzt. Da sie jedoch sehr langwierig sind, wollen wir uns vorerst einem anderen Merkmal zuwenden, von dem wir Hinweise auf

den Entwicklungsgrad eines Gehirns erwarten können, nämlich der Hirngröße.

Wir wissen aus vielen Beispielen, daß sich eine zunehmende bauliche Differenzierung des Gehirns zumeist auch in einer allgemeinen Massenzunahme widerspiegelt und daß von zwei gleich großen Tieren das höherentwickelte im allgemeinen auch das größere Gehirn hat. Wir wollen deswegen hier einmal prüfen, ob sich bereits innerhalb der Insektivoren stärkere Hirngrößenunterschiede abzeichnen und wie groß die verwirklichte Merkmalsbreite ist. Hierbei müssen die unterschiedlichen Körpergrößen berücksichtigt werden. Den Einfluß der Körpergröße auf das Hirngewicht ermitteln wir mit Hilfe der Methode von Snell (1892) und Dubois (1897). Mit Dubois bezeichnen wir die allein aus der Hirngröße erschlossenen Hinweise auf den Entwicklungsgrad des Gehirns mit Cephalisationsgrad, im Gegensatz zum Cerebralisationsgrad, der nur aus mehreren Merkmalen unter besonderer Berücksichtigung der Größe des nichtolfaktorischen Cortex zu erschließen ist. Der Cephalisationsgrad ist nach unserer Definition eine Komponente des Cerebralisationsgrades. Vorhandene Unterschiede im Cephalisationsgrad wären ein Hinweis dafür, daß innerhalb des generell niederen Niveaus der Insektivorenorganisation bezüglich der Hirndifferenzierung bereits eine Abstufung vorhanden ist, und es wäre zu prüfen, ob sich solche Unterschiede mit den letzthin wieder von Remane (1954) hervorgehobenen drei Insektivorenschichten (niedere Schicht = Tenrecoidea und Chrysochloridae, mittlere Schicht = Erinaceidae, Soricidae und Talpidae, obere Schicht = Macroscelididae und die heute meist zu den Primaten gerechneten Tupaiidae) in Einklang bringen lassen.

Wir wollen aber nochmals betonen, daß aus einem Merkmal allein, in diesem Fall also aus der Hirngröße, keine definitiven Aufschlüsse über den Entwicklungsgrad eines Gehirns erwartet werden können, sondern daß die vorliegenden Ausführungen lediglich Teil eines umfassenden Programms sind.

## II. Material und Methodik

Für die ersten beiden Mitteilungen stand ausschließlich Material von Vertretern der 3 einheimischen Insektivorenfamilien (Erinaceidae, Soricidae und Talpidae) zur Verfügung. Inzwischen haben wir in Zusammenarbeit und mit ausgezeichnete Unterstützung

durch belgische Stellen<sup>1</sup> in Belgisch-Kongo unser Material um Vertreter von 3 weiteren Familien (Potamogalidae, Chrysochloridae und Macroscelididae) erweitern können. Es sind nunmehr in unserem Material von den 8 von Simpson (1945) benannten Insektivorenfamilien 6 vertreten, und es fehlen nur noch die Solenodontiden und Tenreciden völlig.

Bei den angegebenen Körpergewichten handelt es sich um Bruttogewichte, das heißt, die Tiere wurden unpräpariert gewogen, so wie wir sie selbst in freier Wildbahn fingen oder wie sie uns lebend oder tot von den Jägern gebracht wurden. In keinem Fall handelt es sich um Tiere, die längere Zeit in Gefangenschaft gelebt haben.

Die Gehirne wurden von uns in erster Linie für histologische Untersuchungen gewonnen. Die Präparationsmethode wurde auf dieses Ziel ausgerichtet und alle Gehirne durch Injektion von Bouinscher Flüssigkeit in die Gefäße fixiert. Sofort nach der Fixierung wurde der Schädel Stück für Stück losgebrochen und das Gehirn als Ganzes in Bouinsche Flüssigkeit eingelegt. Der Schädel wird bei diesem Vorgehen geopfert. Wir legten Wert darauf, daß die Hypophyse im Zusammenhang mit dem Gehirn blieb.

Durchschnittlich 24 Stunden nach der Fixierung wurde das Gehirn gewogen. Vorversuche hatten nämlich gezeigt, daß das Hirngewicht nach Bouin-Fixierung in den ersten Stunden etwas ansteigt, dann aber wieder abfällt und nach etwa 24 Stunden den Gewichtswert des frischen Gehirns passiert. In den nächsten Tagen fällt es leicht weiter ab und hat nach 5 Tagen etwa 4 % seines Frischwertes verloren. Nach diesen Testuntersuchungen sind wir der Überzeugung, daß unsere Wägungen von den Frischgewichtswerten nicht erheblich abweichen.

---

<sup>1</sup> Ich kann an dieser Stelle nicht allen Institutionen und Persönlichkeiten danken, die uns bei unserer Arbeit im Kongo geholfen haben, möchte jedoch hervorheben, daß wir stets und überall größte Hilfsbereitschaft vorfanden. Den größten Dank schulde ich dem „Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale“ (IRSAC) und besonders seinem Direktor, Herrn Prof. Dr. L. van den Berghe, ohne dessen großzügige Hilfe das gute Ergebnis der Expedition nicht hätte erreicht werden können. Herr Prof. Dr. L. van Bogaert, der Direktor des Instituts Bunge in Antwerpen, hat durch seine großartige organisatorische Vorarbeit wesentlichen Anteil am reibungslosen Verlauf des Unternehmens und wird sich mit seinem Institut an der Bearbeitung des Materials beteiligen. Herrn Prof. Ankel danke ich für wertvolle Ratschläge, Herrn Dr. Janssen, Bukavu, für tatkräftige Unterstützung unserer Arbeit im Kongo. — Die Expedition wurde durch finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften ermöglicht. Diesen beiden Institutionen gilt mein besonderer Dank. — Ein kurzer Aufsatz über den Verlauf der Expedition findet sich in den „Mitteilungen aus der Max-Planck-Gesellschaft“, 1958, Heft 2.



Die im Anschluß an die Tabelle 1 ermittelten Durchschnittswerte der Körper- und Hirngewichte sind als Annäherungswerte (= Richtwerte) zu betrachten, die bei einem größeren Material noch merkliche Verschiebungen erfahren können. Wir haben uns trotz dieser Einschränkung zur Veröffentlichung entschlossen, weil in absehbarer Zeit zumindest für das afrikanische Material kaum eine Erweiterung erwartet werden kann. Darüber hinaus glaube ich, daß die hier wiedergegebenen Daten besser fundiert sind als die der meisten bisherigen Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Hirn- und Körpergewicht. In der Literatur liegen bezüglich des von uns untersuchten afrikanischen Materials keine Angaben über Hirn- und Körpergewichte vor.

### III. Befunde

Die Tabelle 1 enthält die Hirn- und Körpergewichtswerte von insgesamt 86 adulten Insektivoren aus 6 Familien und 12 Arten.

Tabelle 1. Körper- und Hirngewichte von Insektivoren

	Körpergewicht g	Hirngewicht g	Bemerkungen
<b>Potamogalidae</b>			
<i>Potamogale velox</i>			
240 männlich .....	780	4,7	
345 männlich .....	743	4,5	
357 männlich .....	668	4,1	
367 männlich .....	517	3,7	
365 weiblich.....	592	3,8	
<b>Chrysochloridae</b>			
<i>Chlorotalpa Stuhlmanni</i>			
210 männlich .....	50,5	0,80	
206 männlich .....	47	0,75	
195 männlich .....	43	0,82	
208 männlich .....	40,7	0,73	
207 männlich .....	40,5	0,80	
201 weiblich.....	36,5	0,65	
211 weiblich.....	35	0,68	
204 weiblich.....	33,5	0,72	
205 weiblich.....	32,5	0,72	

Tabelle 1. Fortsetzung

		Körper- gewicht g	Hirn- gewicht g	Bemerkungen
<b>Erinaceidae</b>				
<i>Erinaceus europaeus</i>				
518	männlich .....	865	3,22	Hirngewicht mit beiden Trigemini und Dura
519	männlich .....	740	3,31	
927	weiblich.....	945	3,75	
517	weiblich.....	740	3,16	
<b>Macroscelididae</b>				
<i>Elephantulus fuscipes</i>				
300	männlich .....	54,5	1,33	mit 2 großen Embryonen mit 1 großen Embryo
301	männlich .....	52,5	1,33	
302	männlich .....	52,5	1,26	
309	männlich .....	52	1,21	
308	männlich .....	49	1,31	
311	weiblich.....	77	1,42	
305	weiblich.....	64,5	1,27	
304	weiblich.....	60,5	1,40	
<i>Rhynchocyon Stuhlmanni</i>				
260	männlich .....	493	6,5	mit 2 kleinen Embryonen
256	männlich .....	455	5,9	
257	weiblich.....	525	5,7	
282	weiblich.....	504	6,0	
259	weiblich.....	500	6,2	mit 2 kleinen Embryonen mit 1 kleinen Embryo
263	weiblich.....	497	6,4	
277	weiblich.....	485	5,5	
<b>Talpidae</b>				
<i>Talpa europaea</i>				
479	männlich .....	94,5	0,90	
480	männlich .....	96	1,16	
396	weiblich.....	78	0,97	
481	weiblich.....	73,5	0,91	
323	weiblich.....	72	1,05	
743	weiblich.....	58	1,13	
<b>Soricidae</b>				
<i>Sorex araneus</i>				
WS 4	männlich .....	11,8	0,20	
513	männlich .....	11,6	0,20	
511	männlich .....	10,6	0,20	
WS 7	männlich .....	10,6	0,19	

Tabelle 1. Fortsetzung

		Körper- gewicht g	Hirn- gewicht g	Bemerkungen
507	männlich .....	10,4	0,20	
504	männlich .....	10,1	0,20	
WS 6	männlich .....	10,0	0,20	
505	männlich .....	9,6	0,19	
503	männlich .....	9,4	0,16	
506	weiblich .....	9,5	0,19	
WS 14	weiblich .....	8,7	0,22	
<i>Sorex minutus</i>				
487	männlich .....	5,0	0,10	
ZS 2	männlich .....	4,7	0,11	
488	weiblich .....	5,5	0,10	
489	weiblich .....	5,1	0,11	
<i>Neomys fodiens</i>				
465	männlich .....	16	0,31	
464	männlich .....	15	0,31	
399	männlich .....	14	0,35	
<i>Crocidura russula</i>				
731	männlich .....	11,0	0,19	
491	männlich .....	11,0	0,19	
492	männlich .....	9,8	0,17	
730	weiblich .....	11,0	0,18	
<i>Crocidura occidentalis</i>				
10	männlich .....	40,5	0,47	
25	männlich .....	40,5	0,46	
168	männlich .....	39	0,49	
57	männlich .....	37,5	0,44	
23	männlich .....	37	0,43	
53	männlich .....	36	0,45	
188	männlich .....	35,5	0,45	
16	männlich .....	34,5	0,45	
59	männlich .....	33,5	0,49	
162	männlich .....	32	0,42	
167	männlich .....	31	0,43	
158	männlich .....	30	0,45	
31	männlich .....	29,5	0,44	
33	männlich .....	27,5	0,47	
55	männlich .....	26,5	0,42	
156	männlich .....	25	0,45	

Tabelle 1. Fortsetzung

		Körper- gewicht g	Hirn- gewicht g	Bemerkungen
67	männlich .....	25	0,43	
12	männlich .....	23,5	0,43	
187	weiblich.....	28,5	0,46	
157	weiblich.....	23,5	0,40	
66	weiblich.....	22,5	0,42	
46	weiblich.....	19	0,42	
28	weiblich.....	16,5	0,46	
<i>Sylvisorex sorella</i>				
354	männlich .....	5,6	0,15	
353	männlich .....	4,9	0,16	

*Potamogale velox* (Otterspitzmaus)

Der Literatur lassen sich keinerlei Hinweise entnehmen, weder auf das Körpergewicht noch auf das Hirngewicht. Aus unserem eigenen Material ergeben sich als Durchschnittswerte für die 4 männlichen Tiere 677 (517 bis 780)/4,25 (3,7 bis 4,7) g. Das weibliche Tier liegt mit 592/3,8 g noch innerhalb der Schwankungsbreite der männlichen Tiere. Ein Geschlechtsunterschied ist möglich, aber nicht zu belegen.

*Chlorotalpa Stuhlmanni* (Grünmull)

Aus der Literatur sind mir keine Werte bekannt geworden. Unser eigenes Material umfaßt 9 Wertepaare, und zwar von 5 männlichen und 4 weiblichen Tieren. Darüber hinaus konnten wir weitere Körpergewichte von vier männlichen und einem weiblichen Tier ermitteln.

Aus den 5 Wertepaaren für die männlichen Tiere ergaben sich als Durchschnitt für das Körpergewicht 44,3 (40,5 bis 50,5) g und für das Hirngewicht 0,78 (0,73 bis 0,82) g, für die 4 weiblichen Tiere 34,4 (32,5 bis 36,5) g und 0,69 (0,65 bis 0,72) g. Die weiteren 4 Körpergewichte der männlichen Tiere sind: 51,5; 51; 45,5 und 44 g, der Mittelwert liegt bei 48 g, so daß der oben berechnete Durchschnitt wohl etwas zu niedrig liegt. Das Mittel aus allen 9 Körpergewichten der männlichen Tiere liegt bei 46 g. Das weitere Körpergewicht eines weiblichen Tieres ist 34,5 g, entspricht also dem oben errechneten Durchschnitt.

Bei *Chlorotalpa* ergibt sich sowohl im Körpergewicht als auch im Hirngewicht ein eindeutiger Geschlechtsunterschied, der trotz des geringen Materials als gesichert gelten kann. Für den weiteren Vergleich verwenden wir folgende Werte:

	Körpergewicht	Hirngewicht
	g	g
männliche Tiere	46	0,78
weibliche Tiere	34,5	0,69



*Erinaceus europaeus* (Igel)

Die 2 Wertepaare für die männlichen Tiere deuten auf ein Körpergewicht von etwa 800 g und auf ein Hirngewicht von etwa 3,3 g hin. Bei den Werten für die weiblichen Tiere ist das Hirngewicht des größeren etwas zu reduzieren, da hier die Dura und die beiden Trigemini mitgewogen sind, während alle übrigen Gewichte ohne Dura und nur mit einem Trigenus genommen wurden. Wir möchten auch hier ein mittleres Hirngewicht von 3,3 g annehmen, bei einem mittleren Körpergewicht von 840 g. Wir verfügen darüber hinaus über 8 weitere Körpergewichtswerte, und zwar von 3 männlichen und 5 weiblichen Tieren. Bei den männlichen Tieren ergibt sich hieraus ein Durchschnittswert von ca. 900 g (1010, 850, 850), bei den weiblichen Tieren von etwa 875 g (980, 900, 900, 890, 700). Der Durchschnitt aus allen 5 Körpergewichten bei den männlichen Tieren liegt bei 860 g, der aller 7 weiblichen Tiere bei 865 g. Ein Geschlechtsunterschied scheint also weder bei den Hirngewichten noch bei den Körpergewichten zu bestehen. Dies ermöglicht es uns, auch auf einige Daten aus der Literatur zurückzugreifen, bei denen das Geschlecht des Tieres nicht angegeben ist. Der Zusammenstellung von Warneke (1908) können wir 6 Wertepaare von sicher ausgewachsenen Tieren entnehmen. Der Körpergewichtsdurchschnitt dieser Tiere liegt bei 820 (670 bis 985) g, der Hirngewichtsdurchschnitt bei 3,35 (3,0 bis 3,6) g. Aus weiteren 3 Hirngewichten (ohne Körpergewicht) ergibt sich ein Mittel von 3,4 (3,2 bis 3,5) g. Mitteln wir über alle hier bekanntgegebenen Werte, so ergibt sich aus den 18 Körpergewichten ein Mittelwert von etwa 850 (670 bis 1010) g und aus den 13 Hirngewichten ein solcher von 3,35 (3,0 bis 3,6) g.

*Elephantulus fuscipes* (Elephantenspitzmaus)

Der Literatur lassen sich keine Hinweise entnehmen. Das eigene Material umfaßt 8 Wertepaare adulter Tiere, und zwar von 5 männlichen und 3 weiblichen Tieren. Die männlichen Tiere haben ein durchschnittliches Körpergewicht von 52 (49 bis 54,4) g und ein durchschnittliches Hirngewicht von 1,29 (1,21 bis 1,33) g. Die Schwankungen sind also recht gering. Die weiblichen Tiere haben ein durchschnittliches Körpergewicht von 67 (60,5 bis 77) g bei einem Hirngewicht von 1,36 (1,27 bis 1,42) g. Da die 2 schwereren weiblichen Tiere hochträchtig waren, liegt das durchschnittliche Körpergewicht der weiblichen Tiere zu hoch. Aber auch das einzige nicht trächtige Tier überragt mit 60,5 g die 5 männlichen Tiere an Körpergewicht noch beträchtlich. Wir möchten trotz des relativ geringen Materials annehmen, daß bei *Elephantulus* ein Geschlechtsunterschied vorhanden ist, und zwar derart, daß die weiblichen Tiere etwas größer sind und im Durchschnitt auch etwas größere Gehirne haben. Bestärkt werden wir in dieser Annahme, weil auch bei dem verwandten *Rhynchocyon* das Körpergewicht der weiblichen Tiere etwas größer zu sein scheint.

Als vorläufige Richtwerte möchten wir bei *Elephantulus* folgende annehmen:

für männliche Tiere	52/1,29 g
für weibliche Tiere	62/1,36 g (wobei das Körpergewicht noch sehr unsicher ist).

*Rhynchocyon Stuhlmanni* (Rüsselhündchen)

Auch für das Rüsselhündchen können wir aus der Literatur keinerlei Hinweise auf Hirn- oder Körpergewicht entnehmen. Wir selbst verfügen über 7 Wertepaare, und zwar von 2 männlichen und 5 weiblichen Tieren. Der Mittelwert der männlichen Tiere liegt im Körpergewicht bei 475 (455 bis 493) g und im Hirngewicht bei 6,2 (5,9 bis 6,5) g, der der weiblichen Tiere im Körpergewicht bei 502 (485 bis 525) g und im Hirngewicht bei 6,0 (5,5 bis 6,4) g. Möglicherweise liegt im Körpergewicht ein Geschlechtsunterschied vor, doch kann er mit dem geringen Material nicht sicher belegt werden. Im Hirngewicht lassen sich bisher keine Unterschiede erkennen.

*Talpa europaea* (Maulwurf)

Wir verfügen über 6 eigene Wertepaare, und zwar von 2 männlichen und 2 weiblichen Tieren aus Gießen und von 2 weiblichen Tieren aus Kiel. Die insgesamt 4 weiblichen Tiere aus beiden Gegenden entsprechen in Körper- und Hirngewicht einander und haben Durchschnittswerte von 1,01 (0,91 bis 1,13) g Hirngewicht bei 70 (58 bis 78) g Körpergewicht. Die beiden männlichen Tiere haben bei einem Durchschnittsgewicht von 95 (94 bis 96) g ein Hirngewicht von 1,03 (0,90 bis 1,16) g. Trotz des geringen Materials lassen sich bezüglich des Körpergewichts deutliche Geschlechtsunterschiede feststellen, die an einem ausgedehnten Material auch von Stein (1951) gefunden wurden. Weitere 16 Körpergewichtswerte von Tieren aus Schleswig-Holstein bestätigen diese Aussage ebenfalls. Für 11 männliche Tiere fanden wir ein durchschnittliches Körpergewicht von 82 (70 bis 96) g und für 5 weibliche Tiere ein solches von 67 (62 bis 78) g. Die oben angegebenen Werte männlicher Tiere aus Gießen liegen an der oberen Grenze der Variationsbreite der von uns gewogenen schleswig-holsteinischen Tiere. Ob dies Zufall ist oder auf realen Unterschieden beruht, kann am vorliegenden Material nicht entschieden werden. Stein fand deutliche Körpergrößenunterschiede bei Maulwürfen verschiedener Landschaften und Biotope, so daß reale Unterschiede im Bereich der Möglichkeit liegen. Sehen wir von einer besonderen Berücksichtigung der Fundorte ab, so ergeben sich aus allen von uns ermittelten Körpergewichten Durchschnittswerte von 84 (70 bis 96) g für 13 männliche Tiere und 68 (58 bis 78) g für 9 weibliche Tiere. Größere Verschiebungen sind bei beiden Geschlechtern möglich.

Angaben aus der Literatur (Warncke) sollen hier nicht verwendet werden, da weder Angaben über das Geschlecht noch über den Fundort der Tiere gemacht wurden.

*Sorex araneus* (Waldspitzmaus)

Bei der Waldspitzmaus ist die Beurteilung des Körpergewichtes besonders schwierig, da dieses nach Niethammer (1956; dort weitere Literatur) sehr erheblichen jahreszeitlichen Schwankungen ausgesetzt ist. Niethammer hat dies für 370 Waldspitzmäuse aus dem weiteren Gebiet um Bonn ermittelt. Eine Trennung der Geschlechter führte er nicht durch, doch ergeben

sich aus unseren eigenen insgesamt 69 Körpergewichtswerten keinerlei Hinweise auf einen Geschlechtsunterschied. Bei unseren 21 Tieren aus der Umgebung von Gießen sind im Durchschnitt die männlichen Tiere etwas größer, bei den 48 Kieler Tieren die weiblichen Tiere. Aus den Angaben Niethammers und den von ihm zitierten Daten ist für unsere Fragestellung folgendes von Wichtigkeit: 1. In freier Wildbahn werden in unserem Klima die ab Juni erscheinenden Jungtiere sehr selten im gleichen Kalenderjahr geschlechtsreif. 2. Diese Tiere sind im allgemeinen erst ab April/Mai des folgenden Jahres voll ausgewachsen. 3. Sie werden zumeist nur wenig über ein Jahr alt und überleben selten den August des Folgejahres. Voll ausgewachsene Waldspitzmäuse findet man demnach fast ausschließlich in den Monaten April/Mai bis August. Aus diesem Zeitraum liegen uns aus der Umgebung von Gießen 11 Wertepaare und 10 Körpergewichte vor, die besagen, daß diese Tiere ein mittleres Körpergewicht von 10,3 (8,7 bis 12,1) g und ein mittleres Hirngewicht von 0,20 (0,19 bis 0,22) g hatten. Getrennt nach Geschlechtern ergeben sich durchschnittliche Körpergewichte von 10,4 g für die männlichen und 10,0 g für die weiblichen Tiere. Die Hirngewichte sind bei beiden Geschlechtern gleich. Tiere aus Norddeutschland sind offenbar deutlich kleiner, wie ein Vergleich von im April gefangenen Tieren zeigt. Dies würde die Aussagen von Niethammer bestätigen, daß bei den Waldspitzmäusen entgegen der Bergmannschen Regel die Tiere im Norden kleiner sind, Niethammer verglich seine eigenen Daten mit solchen für polnische (Borowsky und Dehnel, 1952) und finnische Tiere (Siivonen, 1954).

#### *Sorex minutus* (Zwergspitzmaus)

Auch bei den Zwergspitzmäusen ergeben sich aus unserem geringen bisherigen Material keine Geschlechtsunterschiede. Nach den Untersuchungen von Borowsky und Dehnel (1952) und Siivonen (1954) verändert sich das Körpergewicht im Laufe des Jahres ähnlich wie bei der Waldspitzmaus. Wir werden also auch hier in den Monaten April/Mai bis August voll ausgewachsene Tiere erwarten können. Aus diesem Zeitraum haben wir aus der Umgebung von Gießen 8 Tiere mit einem mittleren Körpergewicht von 5,3 (4,7 bis 6,1) g. Nur von 4 Tieren haben wir auch die Hirngewichte mit einem Mittel von 0,11 (0,10 bis 0,11) g. In der Literatur finden sich keine Hinweise auf das Hirngewicht der Zwergspitzmaus.

#### *Neomys fodiens* (Wasserspitzmaus)

Wir haben nur 3 Wertepaare von männlichen Tieren zur Verfügung, die auf ein mittleres Körpergewicht von 15 g und auf ein mittleres Hirngewicht von 0,32 g hinweisen. Ich bin nicht sicher, daß es sich hier um voll ausgewachsene Tiere handelt.

#### *Crocidura russula* (Hausspitzmaus)

Auch hier ergibt sich bei dem geringen bisherigen Material kein Geschlechtsunterschied. Die jahreszeitlich bedingten Schwankungen sind bei der Hausspitzmaus nach Niethammer weit geringer als bei der Waldspitzmaus. Unsere 5 in den Monaten April/Mai bis August gefangenen Tiere

hatten ein durchschnittliches Körpergewicht von 11,0 (9,8 bis 12,0) g bei einem durchschnittlichen Hirngewicht von 0,18 (0,17 bis 0,19) g. Der Literatur sind keine Hinweise auf das Hirngewicht zu entnehmen.

*Crocidura occidentalis kivu* (Kivu-Wimperspitzmaus)

Für diese große tropische Spitzmaus ergibt sich aus unserem Material ein deutlicher Geschlechtsunterschied. Es stehen uns 23 Wertepaare zur Verfügung, und zwar von 18 männlichen und 5 weiblichen Tieren. Für die männlichen Tiere ergibt sich ein durchschnittliches Körpergewicht von 32 (25 bis 40,5) g und ein durchschnittliches Hirngewicht von 0,45 (0,42 bis 0,49) g, für die weiblichen Tiere ein Körpergewicht von 22 (16,5 bis 28,5) g und ein Hirngewicht von 0,43 (0,40 bis 0,46) g. Darüber hinaus stehen uns weitere Körpergewichte von 15 männlichen und 6 weiblichen Tieren zur Verfügung, die Durchschnittswerte von 32 (23 bis 38) g und 25 (20 bis 29) g ergeben. Die Werte für die männlichen Tiere entsprechen also einander, während der Wert für die weiblichen Tiere etwas höher liegt. Aus allen 11 Körpergewichten der weiblichen Tiere ergibt sich ein Durchschnitt von 24 (16,5 bis 29) g.

*Sylvisorex sorella*

Wir haben nur 2 Wertepaare von männlichen Tieren, deren Mittelwerte bei 5,3/0,15 g liegen.

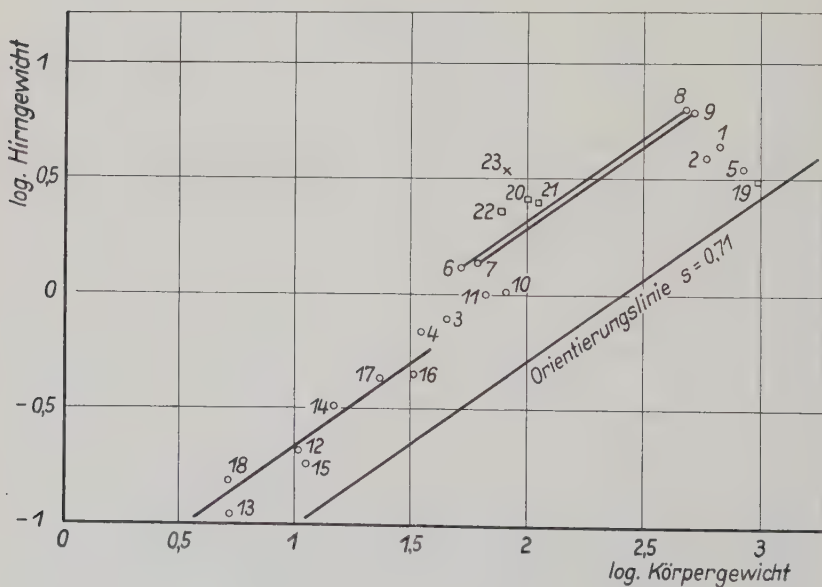


Abb. 1. Wertepaare der Tabelle 2 im doppelt logarithmierten Koordinatensystem



Tabelle 2. Richtwerte für Körper- und Hirngewichte  
der untersuchten Insektivoren

Lfd. Nr.	Art	Geschlecht	Körper- gewicht	Hirn- gewicht	Log. Körper- gewicht	Log. Hirn- gewicht
1	Potamogale velox . . . . .	männlich	677	4,25	2,83	0,63
2	Potamogale velox . . . . .	weiblich	592	3,8	2,77	0,58
3	Chlorotalpa Stuhlmanni	männlich	46	0,78	1,66	0,89 — 1
4	Chlorotalpa Stuhlmanni	weiblich	34,5	0,69	1,54	0,84 — 1
5	Erinaceus europaeus . . .		850	3,35	2,93	0,53
6	Elephantulus fuscipes . .	männlich	52	1,29	1,72	0,11
7	Elephantulus fuscipes . .	weiblich	62	1,36	1,79	0,13
8	Rhynchocyon Stuhl- manni . . . . .	männlich	474	6,2	2,68	0,79
9	Rhynchocyon Stuhl- manni . . . . .	weiblich	502	6,0	2,70	0,78
10	Talpa europaea . . . . .	männlich	84	1,03	1,92	0,01
11	Talpa europaea . . . . .	weiblich	68	1,01	1,83	0,00
12	Sorex araneus . . . . .		10,3	0,20	1,01	0,30 — 1
13	Sorex minutus . . . . .		5,3	0,11	0,72	0,04 — 1
14	Neomys fodiens . . . . .	männlich	15	0,32	1,18	0,51 — 1
15	Crocidura russula . . . . .		11	0,18	1,04	0,26 — 1
16	Crocidura occidentalis . .	männlich	32	0,45	1,51	0,65 — 1
17	Crocidura occidentalis . .	weiblich	24	0,43	1,38	0,63 — 1
18	Sylvisorex sorella . . . . .	männlich	5,3	0,15	0,72	0,18 — 1
19	Tenrec ecaudatus (Warncke) . . . . .		982	3,1	2,99	0,49
20	Tupaia javanica (Weber) . . . . .		99,7	2,57	2,00	0,41
21	Tupaia javanica (Kohlbrugge) . . . . .		109,7	2,54	2,04	0,40
22	Tupaia javanica (Kohlbrugge) . . . . .		80	2,28	1,90	0,36
23	Galago Demidovii (8 Wertepaare) . . . . .		81	3,38	1,91	0,53

Unter den lfd. Nrn. 1 bis 18 sind die oben ermittelten „Richtwerte“ zusammengestellt. Die Daten der lfd. Nrn. 19 bis 22 sind der Literatur entnommen, die der lfd. Nr. 23 entstammen unserem weiteren Afrikamaterial. Der besseren Übersichtlichkeit halber tragen wir die Richtwerte in ein doppelt logarithmiertes Koordinatensystem (Abb. 1) ein.

#### IV. Versuch einer Rangordnung

Aus der Tabelle 2 und dem Diagramm läßt sich zunächst ablesen, daß nicht der Igel bei durchschnittlich größtem Körpergewicht auch das größte Hirngewicht hat; vielmehr wird er hierin von den körperkleineren Otterspitzmäusen und noch mehr von dem viel kleineren Rüsselhündchen erheblich übertroffen. Rhynchocyon ist also deutlich höher cephalisiert als Potamogale und Potamogale wiederum höher als Erinaceus. Gehen wir zu den kleineren Formen über, so zeigt sich, daß zumindest die Elephantenspitzmaus höher cephalisiert ist als der körpergrößere Maulwurf und wahrscheinlich auch höher als der Grünmull (*Chlorotalpa*). Beim Grünmull ist aber neben dem Hirngewicht auch das Körpergewicht kleiner als bei der Elephantenspitzmaus, so daß hier der Vergleich der Hirngrößen schon schwierig wird. Der Vergleich von sehr unterschiedlich großen Formen, z. B. von *Sorex* und *Potamogale*, ist auf diesem einfachen Wege, d. h. ohne weitere Hilfsmittel, nicht möglich. Es hat jedoch nicht an Untersuchungen darüber gefehlt, wie man große und kleine Tiere hinsichtlich ihrer Hirngröße miteinander vergleichen kann (Cuvier, 1805; Snell, 1892; Dubois, 1897; von Bonin, 1937; Sholl, 1948, und Malthaner, 1953), und wir wollen prüfen, ob mit den aufgezeigten Methoden aus unserem Material weitere Aussagen erschlossen werden können.<sup>1</sup>

Cuviers und Webers Methode des Vergleichs der einfachen relativen Hirngewichte führt zu keinem brauchbaren Ergebnis, da absolut kleinere Tiere auch niederer Organisationsstufe große relative Hirngewichte haben und umgekehrt. Malthaner bildet deshalb einen sogenannten Komparabilwert aus der Multiplikation des relativen Hirngewichts mit dem absoluten Hirngewicht.

„Bekannte Tatsache aber ist, daß nirgends im Tierreich ein günstiges

<sup>1</sup> Darüber hinaus gibt es eine Anzahl Methoden, mit deren Hilfe aus anderen Merkmalen des Gehirns bzw. Hirnschädels Anhaltspunkte für die Cerebralisationshöhe gewonnen werden können (R. Anthony, 1938; Grünthal, 1948; Wirz, 1950 und Schuchardt, 1951). Davon sind die Methoden von R. Anthony und K. Wirz für uns nicht reproduzierbar, da sie eine grobe Zerlegung des Gehirns erfordern, was eine anschließende Herstellung von Totalschnittserien unmöglich macht. Schuchardt ermittelte den „Index der Schädelbasismitte“, der mit zunehmender Hirndifferenzierung kleiner wird, Grünthal einen ähnlichen Index an der Basis des Gehirns. Eine eingehendere Prüfung dieser Indices an Insektivorengehirnen bzw. -schädeln wäre wünschenswert, übersteigt aber den Rahmen der vorliegenden Arbeit.

relatives Hirngewicht in Verbindung mit einem so hohen absoluten Hirngewicht steht wie beim Menschen. Was lag also näher, als die beiden Begriffe durch die Multiplikation relatives Hirngewicht  $\times$  absolutes Hirngewicht zu verbinden, um dadurch eine bessere Vergleichsgröße zu erhalten.“ (Malthaner, 1953, S. 7.)

Ich werde aber später zeigen, daß die Methode Malthaners lediglich eine Abwandlung der im folgenden dargestellten Methode von Snell und Dubois ist. Die heute so allgemein angewandte Allometrieformel der Art  $y = a \cdot x^b$  wurde von Snell ursprünglich speziell für die Relation Hirn-Körpergewicht entwickelt und von ihm in der Form  $h = k^s \cdot p$  geschrieben, wobei  $h$  das Hirngewicht,  $k$  das Körpergewicht,  $s$  der somatische Exponent (Relationsexponent bei Dubois) und  $p$  der psychische Faktor (Cephalisationsfaktor bei Dubois) sind. Die Formel besagt, daß die Größe des Gehirns  $h$  zur Größe des Körpers  $k$  in einem durch die beiden Kennwerte<sup>1</sup>  $s$  und  $p$  näher gekennzeichneten Verhältnis steht. Das Hirngewicht ändert sich mit dem Körpergewicht nicht proportional oder „isometrisch“, sondern gemäß dem Exponenten  $s$  ( $s < 1$  = negative Allometrie). Neben dieser so gekennzeichneten „reinen“<sup>2</sup> Abhängigkeit von der Körpergröße beeinflussen jedoch noch weitere Faktoren die Hirngröße. Diese werden im Faktor  $p$  zusammengefaßt. Wie sich dieser (sicherlich komplexe) Faktor im einzelnen zusammen-

<sup>1</sup> Ich verwende hier einen Ausdruck, den Herr Dr. v. Wahlert, Bremen, anlässlich eines Kolloquiums über Allometriefragen in Vorschlag brachte. Dieses Kolloquium fand im Sommer 1957 unter der Leitung von Herrn Professor Herre in Kiel statt und hat die vorliegende Arbeit in wesentlichen Punkten beeinflusst.

<sup>2</sup> Daß im Exponenten  $s$  keine rein somatische Abhängigkeit zwischen Hirn- und Körpergröße zum Ausdruck kommt, sei an einem Beispiel gezeigt. Innerhalb engverwandter Formen vergrößern sich bei Zunahme der Körpergröße (etwa im Sinne der Copeschen Regel) nicht alle Teile des Gehirns gleichmäßig, sondern das Großhirn nimmt im allgemeinen relativ stärker zu. Rensch (1954) schließt daraus und belegt es auch durch Beispiele, daß größere Tiere ein leistungsfähigeres Nervensystem haben als kleinere. Solche psychischen Unterschiede müßten eigentlich durch den Faktor  $p$  erfaßt werden, gehen aber, da sie größengebunden sind, mit in den Exponenten  $s$  ein. Wir werden zeigen, daß der Exponent innerhalb verschiedener systematischer Gruppen unterschiedlich groß sein kann. Wahrscheinlich verringert er sich auch mit zunehmender Körpergröße. Es wäre von Interesse zu prüfen, ob hier engere Beziehungen zu der eben erwähnten größenabhängigen Veränderlichkeit des Gehirns bestehen, etwa derart, daß bei Gruppen mit hohen Exponenten das Großhirn stärker zunimmt als bei solchen mit geringeren Exponenten.

setzt, wissen wir nicht. Wir können jedoch annehmen, daß er durch den Grad der Hirndifferenzierung ganz wesentlich beeinflußt wird. Snell und Dubois sahen deswegen in seiner Größe einen Maßstab für die Cephalisationshöhe.

Die Allometrieformel hat in der Folge vielseitige Anwendung gefunden und ist besonders durch die Arbeiten von Huxley (1932) und v. Bertalanffy (1942, 1951) weiteren Kreisen bekannt geworden. Vor ihrer Anwendung im zwischenartlichen Vergleich von Hirngrößen sollte man sich jedoch über einige Voraussetzungen Klarheit verschaffen. Man muß voraussetzen, daß der psychische Faktor  $p$  bei nahe verwandten Arten gleich, zumindest aber sehr ähnlich ist. Das läßt sich nicht exakt beweisen, weil wir den Faktor  $p$  nur mit Hilfe des Exponenten  $s$  bestimmen können, die Berechnung dieses Exponenten aber erst mit Hilfe der obigen Voraussetzung möglich wird. Wir wollen annehmen, daß diese Voraussetzung zutrifft. Dann können wir im Vergleich unterschiedlich großer, nahe verwandter Arten  $p$  eliminieren, womit der Weg zur Errechnung von  $s$  frei wird. Snell und Dubois haben auf diesem Wege den Exponenten  $s$  für mehrere Vergleichspaare berechnet, wobei Snell Werte um 0,66, Dubois an einem wesentlichen größeren Material solche um 0,56 fand. Um nun aber den Cephalisationsfaktor  $p$  von Tieren verschiedener Größe und systematischer Stellung miteinander vergleichen zu können, um also Hinweise auf die Cerebralisationshöhe einer Art gewinnen zu können, muß eine weitere Voraussetzung zutreffen, nämlich die, daß der Exponent  $s$  zwischen allen vergleichbaren Tieren konstant oder nahezu konstant ist. Nur wenn unabhängig von der Größe, systematischen Stellung usw. die „reine“ Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht die gleiche ist, darf der Faktor  $p$  als Maßstab für die Cephalisationshöhe angesehen werden. Snell und Dubois haben deswegen, um einen allgemeineren Vergleich durchführen zu können, diese Konstanz des Exponenten angenommen. Die gemachte Voraussetzung trifft aber offenbar nicht zu; der Relationsexponent ist nicht konstant. Wirz fand Relationsexponenten zwischen 0,22 und 0,85, also große Unterschiede. Da Wirz jedoch vielfach Tiere aus dem Zoologischen Garten für diese Untersuchungen heranzog und bei Zootieren besonders das Körpergewicht<sup>1</sup> stärkere Verände-

<sup>1</sup> Auch das Hirngewicht kann bei Zoo- oder Gefangenschaftstieren verändert sein, nach den bisherigen Erfahrungen bei Füchsen (Klatt, 1932; Stephan, 1954) im Sinne einer Verminderung.



rungen erfahren kann, sind diese starken Schwankungen des Relationsexponenten möglicherweise auf ein unzuverlässiges Körpergewicht zurückzuführen. Vielleicht ergibt sich unter Verwendung eines Nettogewichtes etwa im Sinne von Klatt (1948) wirklich eine deutliche Konstanz. Ich glaube jedoch, daß die starken Schwankungen des Relationsexponenten bei Verwendung solcher Nettogewichte höchstens etwas gemildert, nicht aber im Sinne einer Konstanz vollkommen ausgeglichen würden.<sup>1</sup>

Auch die im folgenden wiedergegebenen, bei Insektivoren ermittelten Werte sprechen gegen eine Konstanz.<sup>2</sup>

Eine Konstanz ist auch theoretisch nicht zu erwarten. Die durch den Exponenten ausgedrückten Beziehungen zwischen Hirn- und Körpergewicht werden sicherlich vielseitig beeinflusst (s. auch Fußnote S. 867), möglicherweise durch die absolute Körpergröße selbst. Es gibt Anhaltspunkte dafür, daß bei sehr kleinen Säugern, (Insektivoren durch unsere eigenen Untersuchungen, Chiropteren bereits von Dubois 1897 erkannt) höhere Exponenten vorwiegen als bei sehr großen (Klatt 1921 fand für Elephanten 0,29). (Hierzu s. auch S. 876.) Weiterhin könnte der Exponent von der Lebensform beeinflusst sein. Fledermäuse haben bei Zunahme der Körpergröße sicherlich ganz andere Probleme (etwa der Motorik) zu bewältigen als etwa Kletterer, Lauftiere oder gar Wassertiere. Vielleicht ist es deswegen nutzbringender, das Augenmerk nicht immer nur auf die Konstanz oder Inkonzanz des Exponenten zu richten, als vielmehr auf die unterschiedlichen Faktoren, die von Einfluß auf die Größe des Exponenten sein können.

Eine Konstanz des Relationsexponenten ist offenbar nicht gegeben, und K. Wirz geht soweit, der Snell-Duboisschen Methode jegliche Bedeutung für die Beurteilung der Differenzierungshöhe des Gehirns abzusprechen. Bei dem von Dubois angegebenen Wert von 0,56 handelt es sich nach Wirz um einen angenäherten Mittelwert aus der Summe aller Relationsexponenten und wirklich liegt der Mittelwert der 45 von Wirz errechneten Exponenten bei 0,555. Offenbar folgt also die häufigste, „normalste“ Abhängigkeit zwi-

<sup>1</sup> Eine erste Gegenüberstellung der Exponenten bei Verwendung von Brutto- und Nettogewichten liegt nunmehr von Klatt (1955) vor. Dabei ergeben sich beim innerartlichen Vergleich (Hund) kaum nennenswerte Verschiebungen. Mitunter nimmt die Schwankungsbreite der Exponentenwerte sogar zu. Hingegen werden die Schwankungen bei Verwendung des Skelettgewichtes geringer.

<sup>2</sup> Untersuchungen von Sholl ergaben ebenfalls sehr unterschiedliche Exponenten, doch sind diese Untersuchungen methodisch nicht einwandfrei, da der Exponent über ganze Gruppen wie Rodentier oder Ungulaten hinweg ermittelt wurde. Ich werde bei der Besprechung der Arbeit von v. Bonin etwas näher auf diesen methodischen Fehler eingehen.

schen Hirn- und Körpergewicht dem Exponenten 0,56. Das bedeutet aber, daß man bei Anwendung dieses durchschnittlichen Exponenten für die Berechnung von Cephalisationsfaktoren über die ganze Säugetierskala hinweg „Faustwerte“ findet, mit denen sich normalerweise abschätzen läßt, welchen Cephalisationsgrad eine Tierform erreicht hat. Die Snellsche Formel behält damit ihren generellen Wert, nur darf man an die Genauigkeit der Aussage keine unerfüllbaren Forderungen stellen. Bei Vergleichen innerhalb begrenzter Gruppen wird man hingegen die Snellsche Formel mit dem für diese Gruppe verbindlichsten Relationsexponenten anwenden.

Versuche, die Berechnung des Exponenten zu verfeinern oder andere Grundbeziehungen herzustellen, stammen von v. Bonin (1937), Sholl (1948) und Malthaner (1953).

v. Bonin fand im Gegensatz zu Dubois, aber in Übereinstimmung mit Snell einen Relationsexponenten von 0,655. Die von ihm angewandte Methode ist jedoch für die Ermittlung des Exponenten nicht brauchbar. v. Bonin trug von Warneke und Hrdlicka veröffentlichte Daten in ein doppelt logarithmiertes Koordinationssystem ein und ermittelte mit Hilfe von Regressionsmethoden den Anstieg der für alle eingetragenen Punkte verbindlichsten Graden. Der Anstieg entsprach einem Exponenten von 0,655. Mathematisch ist dieses Vorgehen berechtigt, denn die Snellsche Formel stellt im doppelt logarithmierten Koordinationssystem eine Gerade dar, deren Anstieg dem Exponenten  $s$  entspricht, aber v. Bonin nimmt keine Rücksicht auf die verschiedene Cerebralisationshöhe der Tiere, und da primitive Tiere vorwiegend klein, hochdifferenzierte dagegen teilweise recht groß sind, findet er einen deutlich höheren Anstieg (= Exponent) als Dubois. Da aber nur für eng verwandte Tiere gleicher Cephalisationsgrad angenommen werden darf, darf auch nur durch den Vergleich solcher Tiere der Relationsexponent ermittelt werden. Die von v. Bonin ermittelten Faktoren sind deswegen für Fragen der Rangordnung ohne Wert. Gleiches gilt für die bereits erwähnten Ausführungen von Sholl (1948).

Um die bekannten Schwächen der Snellschen Formel zu umgehen, führte Malthaner einen Komparabilwert ein, der, wie wir weiter vorn bereits ausführten, aus der Multiplikation des relativen mit dem absoluten Hirngewicht entsteht. Bezeichnen wir den Komparabilwert mit  $p$ , das Hirngewicht mit  $h$  und das Körpergewicht mit  $k$ , dann ist nach Malthaner  $p = h^2/k$ . Durch einfache Umformung erreichen wir  $h^2 = p \cdot k$  oder  $h = p^{0,5} \cdot k^{0,5}$ . Es ergibt sich also wieder die Snellsche Formel, nur diesmal mit dem Relationsexponenten 0,5, der aber sicherlich ungenauer ist als der von Dubois mit 0,56 ermittelte.

Es gibt bislang offenbar keine andere Möglichkeit, die Hirngrößen unterschiedlich großer Tiere miteinander zu vergleichen, als über die Snellsche Formel. Wir wollen deswegen prüfen, ob sich mit Hilfe dieser Methode Hinweise auf den Cephalisationsgrad der

verschiedenen Insektivoren ergeben, Hinweise, die über die weiter vorn gemachten gesicherten Aussagen hinausgehen.

Bei den Insektivoren sind die zur Berechnung des Exponenten  $s$  zur Verfügung stehenden Daten sehr gering. Vergleiche innerhalb der Familie sind der weiteste Rahmen, den man zubilligen kann. Der Literatur läßt sich nur ein Wert von Wirz (1950) entnehmen, und zwar fand Wirz beim Vergleich innerhalb der Soriciden (*Sorex minutus*, *Crocidura russula*, *Neomys*) einen Exponenten von 0,70, und beim Vergleich innerhalb der Überfamilie Soricoida unter Einschluß des Maulwurfes einen solchen von 0,77. Wir glauben jedoch, daß dieser letztere Vergleich bereits über den Rahmen der Vergleichbarkeit hinausgeht.

Mehrere Arten aus der gleichen Familie finden sich in unserem eigenen Material nur bei den Soriciden und den Macroscelididen. Den Exponenten  $s$ , der sich innerhalb dieser Familien ergibt, können wir nun sehr einfach graphisch ermitteln, indem wir in unserem doppelt logarithmierten Diagramm den Anstieg der Geraden messen, die vergleichbare Punkte miteinander verbindet. Der Tangens dieses Anstiegswinkels entspricht dem Exponenten  $s$ .

Beim Vergleich der männlichen und weiblichen Tiere von *Elephantulus* und *Rhynchocyon* ergeben sich jeweils Anstiegswinkel von  $35\frac{1}{2}^\circ$ , was Exponenten von 0,71 entspricht. Der Anstieg innerhalb der Soriciden geschieht in einem breiteren Band, dessen Hauptrichtung mit der X-Achse einen Winkel von  $36^\circ$  bildet. Dies entspricht einem Exponenten von 0,73. Wirz fand mit 0,70 für Soriciden einen sehr ähnlichen Wert. Fassen wir all die gefundenen Werte zusammen, so können wir annehmen, daß der für Insektivoren verbindlichste Exponent etwa bei 0,71, also beträchtlich höher liegt, als der von Dubois angegebene, und von uns als „Normalstwert“ anerkannte in Höhe von 0,56 liegende Exponent. Es ist ganz sicher, daß die bisher geprüften Insektivoren diesem Wert nicht folgen.

Aber bereits die Annahme, daß der Wert 0,71 für Insektivoren verbindlich sei, ist gewagt, denn Wirz konnte aus ihren Daten entnehmen, daß innerhalb der gleichen Ordnung (z. B. innerhalb der Rodentia) sehr unterschiedliche Exponenten verwirklicht sein können. Theoretisch ist es also durchaus möglich, daß bei weiteren Vergleichen etwa innerhalb der Chrysochloriden oder Talpiden Exponenten vorherrschen, die vom Wert 0,71 deutlich verschieden sind.

Es wird deutlich, wie viele noch nicht genügend geprüfte Voraussetzungen erfüllt sein müssen, um den hier durchgeführten einfachen Vergleich der Hirngrößen unterschiedlich großer Tiere innerhalb der gleichen Ordnung vornehmen zu können. Ich fasse diese Voraussetzungen noch einmal zusammen: 1. Innerhalb einer engeren systematischen Einheit (als deren äußere Grenze wir die Familie festlegen möchten) muß der Faktor  $p$  gleich oder zumindest sehr ähnlich sein; 2. die Exponenten, die sich für die verschiedenen Familien innerhalb dieser Ordnung ergeben, müssen gleich oder zumindest doch ähnlich sein.

Unter der Voraussetzung, daß dies für die Insektivoren zutrifft, können wir folgende aus dem Diagramm (Abb. 1) ablesbare<sup>1</sup> und über die weiter oben gemachten sicheren Aussagen hinausgehende Feststellungen treffen: 1. Rhynchocyon und Elephantulus haben gleiche Cephalisationshöhe und sind höher cephalisiert als alle anderen hier untersuchten Insektivoren; 2. Chlorotalpa ist wahrscheinlich etwas höher cephalisiert als Talpa und deutlich höher cephalisiert als Potamogale, Erinaceus und die Soriciden; 3. Talpa liegt an der oberen Grenze der Soriciden, ist etwas höher cephalisiert als Potamogale und deutlich höher als Erinaceus; 4. Potamogale liegt mit den Soriciden auf gleicher Höhe.

Wenn wir einige Daten aus der Literatur über Tenrec und Tupaia hinzuziehen (s. Tab. 2, lfd. Nr. 19 bis 22 und Abb. 1), dann zeigt sich, daß Tenrec noch deutlich niedriger cephalisiert ist als der Igel, während Tupaia deutlich höher cephalisiert ist als die Macroscelididen. Es ergibt sich somit (falls die obigen Voraussetzungen zutreffen) innerhalb der untersuchten Insektivoren folgende Stufenleiter ansteigender Cephalisationsgrade:

Tenrec  
 Erinaceus  
 Soricidae  
 Potamogale  
 Talpa  
 Chlorotalpa  
  
 Rhynchocyon, Elephantulus  
  
 Tupaia

<sup>1</sup> Maßgeblich ist der senkrechte Abstand von der Orientierungslinie.



Mit Hilfe des Exponenten 0,71 läßt sich für jede Art ein Faktor  $p$  errechnen, aus dem sich dann eine gleiche Rangfolge ablesen ließe. Aus zwei Gründen sehen wir von der Wiedergabe dieser Werte ab, und zwar 1. weil solche Zahlenwerte sehr leicht überbewertet werden, was hier auf Grund der erheblichen methodischen Schwierigkeiten besonders unerwünscht wäre, und 2. weil die Werte auf Grund der verschiedenen Exponenten (0,71 gegen 0,56) mit den von Dubois ermittelten Werten nicht vergleichbar sind.<sup>1</sup> Wir können auf die Wiedergabe ohne weiteres verzichten, denn die außerordentlich großen Unterschiede im Cephalisationsgrad lassen sich durch ein paar andere Vergleichszahlen anschaulich machen.

Tabelle 3  
Vergleich der Hirngrößen einiger Insektivoren mit Rhynchocyon

	Körper- gewicht	Körper- gewicht in % des Rhynch.	Hirn- gewicht	Hirn- gewicht in % des Rhynch.	Hirngewicht bei gleicher Größe wie Rhynch.	in % des Rhynch.- Wertes
Rhynchocyon .	ca. 490	100	ca. 6,1	100	ca. 6,1	100
Potamogale ...	ca. 630	128	ca. 4	66	ca. 3,4	56
Erinaceus ....	ca. 850	173	3,35	55	ca. 2,4	40
Tenrec.....	ca. 980	200	3,1	51	ca. 1,9	31

Der Tabelle 3 können wir entnehmen, daß Potamogale um etwa  $\frac{1}{4}$  größer ist als Rhynchocyon, aber ein um etwa  $\frac{1}{3}$  kleineres Gehirn hat. Der Igel ist um etwa  $\frac{3}{4}$  schwerer als Rhynchocyon, sein Gehirn ist aber nur gut halb so schwer wie bei Rhynchocyon.

<sup>1</sup> Bei Anwendung des Exponenten 0,56 ergibt sich innerhalb der Insektivoren eine ganz andere Rangfolge als die oben dargestellte, da die großen Tiere stark nach oben, die kleineren nach unten rücken. Nur einige Vergleiche: beis = 0,56 haben Tupaia und Rhynchocyon gleiche Cephalisationshöhe, Elephantulus liegt erheblich tiefer als Rhynchocyon, Potamogale schließt sich gleich hinter Elephantulus an, wäre also relativ hoch cephalisiert, Erinaceus überragt sämtliche Soriciden und Tenrec liegt mit den höheren Soricidenwerten auf einer Stufe. Die Streubreite der Soricidenwerte erweitert sich beträchtlich. Aus diesen Beispielen ist klar zu ersehen, daß der Exponent 0,56 für Vergleiche innerhalb der Insektivoren nicht anwendbar ist.

Ermitteln wir nun mit Hilfe des Diagramms (Abb. 1) die Hirngewichte, die diese Tiere (unter Zugrundelegung des Exponenten 0,71) bei gleicher Größe wie *Rhynchocyon* haben würden, so ergeben sich die in Tabelle 3, Spalten 5 und 6, wiedergegebenen Werte. Das Gehirn von *Rhynchocyon* ist danach etwa doppelt so groß, wie jenes von *Potamogale* bei gleicher Körpergröße sein würde,  $2^{1/2}$  mal so groß wie jenes vom Igel und 3 mal so groß wie jenes vom Tenrec. Es wird deutlich, wie stark die Unterschiede im Cephalisationsgrad innerhalb der Insektivoren sind. Da wir aus dem Cephalisationsgrad Hinweise auf die Gesamtcerebralisation einer Art erwarten, können wir annehmen, daß innerhalb der Insektivoren sehr unterschiedlich hohe Cerebralisationsstufen verwirklicht sind.

Aus dem Diagramm können wir weiterhin ableiten, daß ein Vertreter der Rüsselspringerfamilie (*Macroscelididae*) von gleicher Größe wie *Tupaia* (ca. 100 g) ein Hirngewicht von etwa 2 g haben würde. Das Gehirn von *Tupaia* ist demnach nur etwa  $1/4$  größer als das eines gleich großen Rüsselspringers.

Ein Rüsselspringer von der Größe eines Demidoff-Galagos (ca. 81 g) hätte nach dem Diagramm ein Hirngewicht von etwa 1,7 g, also gerade halb soviel wie der Demidoff-Galago (3,4 g). Es zeigt sich somit, daß die Cephalisationsunterschiede innerhalb der Insektivoren größer sind als die Differenzen zwischen den höchstdifferenzierten Insektivoren und echten Halbaffen. Als höchstdifferenzierte Insektivoren erweisen sich mit Abstand die Rüsselspringer (*Macroscelididen*). Dies steht in Einklang mit der eingangs erwähnten Dreischichtung der Insektivoren (Remane, 1954), bei der die Rüsselspringer zur obersten Schicht gehören und zusammen mit den Spitzhörnchen (*Tupaiidae*) im Übergangsfeld zu den Primaten stehen. Zu einer mittleren Schicht gehören die Igel (*Erinaceidae*), Spitzmäuse (*Soricidae*) und Maulwürfe (*Talpidae*) und zur untersten Schicht die Tenrecoidea, zu denen die hier erwähnten Tenrec und *Potamogale* gehören. Die *Chrysochloriden* sollen einen Seitenzweig der untersten Schicht bilden.

Die an Hand der unterschiedlichen Cephalisation dargelegte Folge stimmt mit dieser Schichtung weitgehend überein, doch ragen die hier untersuchten 2 Vertreter bzw. Abkömmlinge der untersten Schicht, *Potamogale* und *Chlorotalpa*, hinsichtlich ihrer Cephalisation bis in die mittlere Schicht hinein. Da *Potamogale* bei

geringerem Körpergewicht ein höheres Hirngewicht hat als der zur mittleren Schicht gehörende Igel, kann seine höhere Cephalisation bereits ohne Hinzuziehung der Snellschen Formel sicher belegt werden. *Chlorotalpa* scheint der Abbildung 1 zufolge sogar etwas oberhalb des typischen Cephalisationsbereiches der mittleren Schicht zu liegen. Ob und wie weit diese gesteigerte Cephalisation auf einer echten Zunahme der Cerebralisation beruht, kann erst nach einem eingehenden Studium der Gehirne entschieden werden. Bei *Potamogale* liegt der Gedanke nahe, daß die erhöhte Cephalisation zumindest teilweise von der ganz außergewöhnlich starken Entwicklung des Trigemini und der wohl damit im Zusammenhang stehenden ungewöhnlichen Ausprägung der Medulla oblongata abhängt. Ob bei *Potamogale* und *Chlorotalpa* auch der nicht-olfaktorische Cortex die für die unterste Insektivorenschicht typischen Werte überschreitet, was am ehesten auf eine höhere Cerebralisation hindeuten würde, müssen weitere Untersuchungen klären. Leider können wir den hierzu erforderlichen Vergleich mit den Gehirnen der Madagaskarigel (*Tenrecidae*) und Schlitzrüssler (*Solenodontidae*) noch nicht durchführen, da uns Gehirne dieser Tiere noch fehlen.

Wir hatten eingangs hervorgehoben, daß sich die plazentalen Säugetiere auf Insektivoren bzw. insektivorenartige Vorfahren zurückführen lassen. Was liegt also näher, als die höheren Plazentalier bezüglich ihrer Hirngröße mit den Insektivoren zu vergleichen, um Hinweise auf ihren Cephalisationsgrad zu gewinnen. Vergleiche mit Spitzhörnchen und Demidoff-Galago haben wir ja weiter vorn bereits durchgeführt. Bis zur oberen Größengrenze der Insektivoren bestehen hierbei auch keine weiteren Schwierigkeiten, und wir hoffen, solche Vergleiche bald an einem ausgedehnteren Material durchführen zu können. Schwieriger wird der Vergleich mit größeren Tieren, denn hier muß wiederum eine Voraussetzung erfüllt sein, nämlich die, daß die Hirn-Körpergewichts-Beziehungen (theoretisch denkbare) größerer Insektivoren ebenfalls dem Exponenten 0,71 folgen werden. Den Untersuchungen von K. Wirz (1950) liegt eine solche Voraussetzung zugrunde, denn Wirz nimmt an, daß, wenn für die von ihr geprüften Insektivoren (Wasserspitzmaus, Maulwurf und Igel) zwischen der Stammrestgröße des Gehirns und der Körpergröße ein Exponent von 0,48 gilt, dieser auch für jedes weitere beliebig zu verlängernde Wachstum gelten wird. Diese Annahme läßt sich, da es keine großen Insektivoren gibt, nicht

beweisen. Bezüglich des Gesamthirns scheint eine entsprechende Annahme nicht zuzutreffen, denn wenn wir die von uns angegebenen Insektivorenwerte der Abbildung 1 mit dem Exponenten 0,71 extrapolieren und mit den Werten größerer plazentaler Säugetiere vergleichen, dann lassen sich folgende bemerkenswerte Erscheinungen ablesen: 1. sind beim Vergleich von Insektivoren mit verschieden großen, aber eng verwandten Vertretern anderer Plazentalierordnungen die kleineren Tiere meist deutlich höher cephalisiert als die größeren und 2. erscheinen sehr große Tiere ganz allgemein gering cephalisiert.<sup>1</sup> So wären bei einem solchen Vergleich die meisten Ungulaten und größeren Carnivoren nicht höher cephalisiert als die obere Insektivorenschicht, was sicherlich nicht zutrifft. Die großen Wale wären danach sogar noch niedriger cephalisiert als alle Insektivoren, was aber wahrscheinlich zum großen Teil auf die sehr schwierige Erfassung eines den übrigen Tieren vergleichbaren Körpergewichtes zurückgeführt werden muß. Wale haben ja eine ungewöhnlich starke, der Wärmeisolation dienende Speckschicht, die nervös kaum versorgt wird. Hier wäre die Ermittlung von Nettogewichten sicherlich sehr nützlich.

Wir möchten deswegen annehmen, daß der für die kleinen Insektivoren geltende Exponent von 0,71 nicht auch für einen beliebigen zu erweiternden Größenbereich gilt, sondern daß dieser Exponent größenabhängig ist, derart, daß er mit zunehmender Körpergröße kleiner wird. Ich habe weiter vorn einen ähnlichen Gedanken schon einmal geäußert, als ich darauf hinwies, daß möglicherweise bei sehr kleinen Säugern höhere Exponenten vorwiegen und umgekehrt. Da aber die Größe des Exponenten sicherlich auch von anderen Faktoren beeinflußt werden kann, ist eine mögliche Größenabhängigkeit nur sehr schwer zu erkennen. Sie läßt sich auch für Insektivoren nicht weiter nachweisen, da die Größenunterschiede innerhalb vergleichbarer Formen zu gering sind. Vielleicht ist in diesem Zusammenhang von Interesse darauf hinzuweisen, daß der Exponent auch beim ontogenetischen Wachstum mit zunehmender Körpergröße kleiner wird.

Wenn unsere Annahme zutrifft, daß der Relationsexponent mit der Körpergröße veränderlich ist, dann ist es vorläufig nicht möglich, den so wichtigen Vergleich der Hirngrößen größerer Plazentalier

<sup>1</sup> Da der durchschnittliche Exponent mit 0,56 deutlich niedriger liegt, waren solche Ergebnisse zu erwarten.



mit denen theoretisch denkbaren, gleich großer Insektivoren durchzuführen, da wir den Grad der Veränderlichkeit des Relations-exponenten nicht kennen. Ob sich Methoden entwickeln lassen, mit denen auch solche Vergleiche möglich sind, muß dahingestellt bleiben.

Erst nach Abschluß des Manuskriptes wurde mir eine Arbeit von E. W. Count (Brain and body weight in man. Ann. New York Acad. Sc. 46, 1947) zugänglich. Nach Count sind die Beziehungen zwischen Hirn- und Körpergewicht im doppelt logarithmierten Koordinatensystem nicht durch Geraden, sondern durch höhere Parabeln der Art  $\log y = \log b + a \cdot \log x - c (\log x)^2$  gekennzeichnet. Dabei nimmt innerhalb aller Säugetierordnungen der Anstieg der Kurve mit zunehmender Körpergröße ab, entspricht also genau den oben erhobenen Forderungen.

## V. Ergebnisse

Aus Körper- und Hirngewichtswerten von *Potamogale velox*, *Chlorotalpa Stuhlmanni*, *Erinaceus europaeus*, *Elephantulus fuscipes*, *Rhynchocyon Stuhlmanni*, *Talpa europaea*, *Sorex araneus*, *Sorex minutus*, *Neomys fodiens*, *Crocidura russula*, *Crocidura occidentalis* und *Sylvisorex sorella* werden unter Benutzung einiger Daten aus der Literatur Mittelwerte errechnet. Deutliche Geschlechtsunterschiede ergeben sich für *Chlorotalpa*, *Talpa* und *Crocidura occidentalis* derart, daß die männlichen Tiere größer sind und auch etwas größere Gehirne haben. Bei *Elephantulus* und *Rhynchocyon* sind eher die weiblichen Tiere größer, ohne daß sich jedoch Unterschiede in der Hirngröße abzeichnen.

Die Unterschiede im Cephalisationsgrad innerhalb der Insektivoren sind erheblich. Das Rüsselhündchen (*Rhynchocyon*) hat ein deutlich größeres Gehirn als die körpergrößeren *Tenrec*, *Potamogale* und *Erinaceus*; die Elefantenspitzmaus (*Elephantulus*) übertrifft in der Hirngröße den körpergrößeren Maulwurf. Der Vergleich der Hirngrößen sehr unterschiedlich großer Tiere ist ohne weitere Hilfsmittel nicht möglich. Eine Prüfung der verfügbaren Methoden ergibt, daß ein solcher Vergleich mit Hilfe der Snellschen Formel  $h = k^s \cdot p$  durchgeführt werden kann, wenn man annimmt, daß 1. innerhalb einer engeren systematischen Einheit der Faktor  $p$  gleich, zumindest aber sehr ähnlich ist und 2. innerhalb der hier geprüften Ordnung Insectivora der in den verschiedenen Familien

geltende Relationsexponent gleich oder doch ähnlich ist. Die bisher für 2 Familien (Soricidae und Macroscelididae) ermittelten Exponenten  $s$  schwanken eng um den Wert 0,71 und liegen damit deutlich höher als der für die gesamte Säugetierskala verbindlichste („normalste“) Exponent von 0,56.

Innerhalb der untersuchten Insektivoren ergibt sich nachstehende Reihenfolge zunehmender Cephalisation: Tenrec - Erinaceus - Soricidae - Potamogale - Talpa - Chlorotalpa - Macroscelididae (Elephantulus und Rhynchocyon) und Tupaia. Die Cephalisationsgrade der Extreme unterscheiden sich außerordentlich stark. So sind die Macroscelididen etwa 3mal höher cephalisiert als der Tenrec und etwa  $2^{1/2}$ mal höher als der Igel. Die Stufenfolge entspricht, von Potamogale und Chlorotalpa abgesehen, den allgemeineren Vorstellungen über die Differenzierungshöhe der untersuchten Arten. Warum die 2 erwähnten Arten abweichen, kann vielleicht durch das begonnene mikroskopische Studium der Gehirne geklärt werden.

Die Zugrundelegung der Insektivoren für den Vergleich mit anderen plazentalen Säugetieren, so z. B. mit Halbaffen, bezüglich ihres Cephalisationsgrades ist bei Zuhilfenahme der Snellschen Formel möglich, wenn die Tiere den Größenbereich der Insektivoren (bis etwa 1000 g) nicht überschreiten. Der Vergleich größerer Tiere ist jedoch problematisch, weil der Exponent von 0,71 wahrscheinlich nicht auch für (theoretisch denkbare) größere Insektivoren gilt. Es gibt Anhaltspunkte dafür, daß er mit zunehmender Körpergröße geringer wird.

## VI. Zusammenfassung

Innerhalb der Ordnung Insectivora sind erhebliche Unterschiede in der Höhe der Cephalisation (die sich aus der Hirngröße bei Berücksichtigung der Körpergröße mit Hilfe der Snellschen Formel ableiten läßt) vorhanden. Das Gehirn der Macroscelididen (Elephantulus und Rhynchocyon) ist bei gleicher Körpergröße etwa 3mal größer als das des Tanreks (Tenrec) und  $2^{1/2}$ mal größer als das des Igels (Erinaceus). Es ergibt sich folgende Reihenfolge zunehmender Cephalisation: Tenrec - Erinaceus - Soricidae - Potamogale - Talpa - Chlorotalpa - Macroscelididae - Tupaia. Diese entspricht weitgehend den allgemeineren Vorstellungen über die Rangfolge der untersuchten Arten.

## VII. Schrifttum

Anthony, R.: Essai de recherche d'une expression anatomique approximative du degré d'organisation cérébrale autre que le poids de l'encéphale comparé au poids du corps. *Bull. Soc. Anthropol. Paris, Série 8*, **9** (1938) 17—67. — v. Bertalanffy, L.: Theoretische Biologie, Bd. II. Bornträger, Berlin (1942). 2. Aufl. Francke, Bern (1951). — v. Bonin, G.: Brain-weight and body-weight of mammals. *J. Gen. Psychol.* **16** (1937) 379—389. — Borowsky, St., u. Dehnel, A.: Angaben zur Biologie der Soriciden. *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Lublin, C*, **7** (1952) 436—448. — Cuvier, G.: *Leçons d'Anatomie comparée*. Paris (1805). — Dubois, E.: Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergröße bei den Säugetieren. *Arch. f. Anthropol.* **25** (1897) 1—28. — Die phylogenetische Großhirnzunahme, autonome Vervollkommen der animalen Funktionen. *Biologia Generalis* **6** (1930) 247—292. — Grünthal, E.: Zur Frage der Entstehung des Menschenhirns. *Monatsschr. Psychiat. Neur.* **115** (1948) 129—160. — Huxley, J. S.: Problems of relative growth. London, Allen and Unwin (1932). — Klatt, B.: Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. *Bibliotheca genetica* **2** (1921) Leipzig. — Gefangenschaftsveränderungen bei Füchsen. *Jenaische Zschr. Naturw.* **67** (1932) 452—468. — Messend-anatomische Untersuchungen an gegensätzlichen Wuchsformtypen. *Arch. Entw. mechan.* **143** (1948). — Noch einmal: Hirngröße und Körpergröße. *Zool. Anz.* **155** (1955) 215—232. — Malthaner, H.: Der Komparabilitätswert des Gehirns und die Methoden zur Bestimmung der Ranghöhe von Wirbeltieren. *Säugetierkd. Mitt.* **1** (1953) 5—8. — Niethammer, J.: Das Gewicht der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linné, 1758, im Jahreslauf. *Säugetierkd. Mitt.* **4** (1956) 160—165. — Portmann, A.: Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux. *Alauda* **14** (1946) 2—20; **15** (1947) 1—15. — Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisationsstudien. *Bull. Schweiz. Akad. Med. Wissensch.* **8** (1952) 253—262. — Remane, A.: Die Geschichte der Tiere. In: *Die Evolution der Organismen*, hrsg. von G. Heberer, Stuttgart (1954) 340—422. — Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Aufl., Enke, Stuttgart (1954). — Schuchardt, E.: Der „Index der Schädelbasismitte“ in der Phylogenese. *Zt. Morphol. Anthropol.* **43** (1951) 61—72. — Sholl, D.: The quantitative investigation of the vertebrate brain and the applicability of allometric formulae to its study. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B.* **135** (1948) 243—258. — Siivonen, L.: Über die Größenvariation der Säugetiere und die *Sorex macropygmaeus* Mill.-Frage in Fennoskandien. *Ann. Acad. Sc. Fennicae, Helsinki, Serie A IV*, **21** (1954) 1—24. — Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **85** (1945). — Snell, O.: Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. Psychiat.* **23** (1892) 436—446. — Stein, G. H. W.: Größenvariabilität und Rassenbildung bei *Talpa europaea* L. *Zool. Jb., Abt. Syst.* **79** (1951) 321—349. — Populationsanalytische Untersuchungen am europäischen Maulwurf. II. Über zeitliche Größenschwankungen. *Zool. Jb., Abt. Syst.* **79** (1951) 567—590. — Stephan, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. III. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. *Biol. Zbl.* **73** (1954) 96—115. — Vergleichend-anatomische

Untersuchungen an Insektivorengehirnen. I. Hirnform, palaeo-neocortikale Grenze und relative Zusammensetzung der Cortexoberfläche. *Morphol. Jb.* **97** (1956) 77—122. — II. Oberflächenmessungen am Allocortex im Hinblick auf funktionelle und phylogenetische Probleme. *dsgl.* 123—142. — Warncke, P.: Mitteilung neuer Gehirn- und Körpergewichtsbestimmungen bei Säugern, nebst Zusammenstellung der gesamten bisher beobachteten absoluten und relativen Hirngewichte bei den verschiedenen Spezies. *J. Psychol. Neur.* **13** (1908) 355—403. — Weber, M.: Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere. *Festschr. f. Gegenbaur* **3** (1897) 103—123. — Wirz, K.: Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. *Acta anatomica* **9** (1950) 134—196.

Dr. Heinz Stephan,  
Gießen/Lahn, Friedrichstraße 24



# **A Comparative Functional-anatomical Study of the Heads of some Viperidae<sup>1</sup>**

By

**P. Dullemeijer**

With 54 figures and 1 table

(Received 16<sup>th</sup> January 1958)

## **Contents**

I. Introduction .....	882
II. Material .....	883
III. Description .....	886
A. The skull .....	886
B. The muscles .....	901
C. The articulations .....	913
D. The ligaments .....	916
E. The glands .....	918
F. The pit .....	920
G. The nose .....	921
H. The eye .....	921
I. The brain and the nerves .....	921
J. The stato-acoustic organ .....	921
K. The tongue and the glottis .....	923
IV. General consideration .....	923
A. The general construction of the head of <i>Crotalus atrox</i> .....	923
B. The general construction of the head of <i>Bitis arietans</i> .....	934
C. The general construction of the head of <i>Trimeresurus albo-</i> <i>labris</i> .....	937
D. The general construction of the heads of <i>Vipera aspis</i> , <i>Vipera</i> <i>ammodytes</i> and <i>Vipera ursinii</i> .....	938
E. The details in the structure of the elements in different snakes .....	938
1. The muscles .....	938
2. The bones .....	944

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

3. The teeth .....	964
4. Nerves and bloodvessels .....	965
5. The glands .....	965
6. The eye and the orbit .....	967
7. The nose and the organ of Jacobson .....	968
V. Conclusions .....	968
VI. Summary .....	975
VII. Zusammenfassung .....	975
VIII. References .....	983

## I. Introduction

In a previous publication (Dullemeijer, 1956) an explanation has been given about the structure of the head of the common viper, *Vipera berus* (L.), in relation to the function of the parts of the head and based on the conception that the head is a totality, composed of functional components (Van der Klaauw, 1945, 1950). The functional components are regarded as structural realizations of functions. The realizations follow certain rules, expressed in the relation form-function. The realization of a function, however, is also dependent on the influence of the other functional components in the head, in such a way that the functional components form a pattern. The mutual structural influence of the functional components could be proved and the way in which the components form a totality (how they totalize) could be demonstrated.

In the explanation just mentioned only one species and consequently one pattern was used. A comparative method, whereby the patterns of structure of the heads of different venomous snakes can be used, could not yet be applied then. This method may be called the method of the comparative functional anatomy. This comparison of the patterns can be carried out if also the same analysis and synthesis of other species has been made as done for the head of *Vipera berus*.

For the analysis of one species I mentioned two methods at the time. The first method is that of the comparison of the parts. From this comparison a correlation resulted, which is used as a rule in the further consideration. The background of this correlation remains in abeyance for the present.

In the second method the form is deduced from the function on account of existing and already examined rules.

These two methods of analysing will also be used for the species examined for this explanation. The patterns that can be made after such an analysis will be compared afterwards, while also the parts of the patterns will be discussed. Only after a comparison of the totalities there can be proceeded to a comparison of the parts of the patterns. A comparison of the parts by themselves may give good results, however, it is incomplete without a previous comparison of the patterns. Besides, it might lead to wrong conclusions, because the dependence of one part on the other parts in the pattern or on the whole might not be recognized or insufficiently be taken into account.

The comparison of the patterns results in the comparative functional anatomy.

## II. Material

The material for the dissection consisted of heads of the following species:

*Trimeresurus albolabris* Gray (5), *Crotalus atrox* Baird & Girard (4), *Crotalus terrificus* Laur. (1), *Vipera ammodytes* L. (6), *Vipera aspis* L. (4), *Vipera berus* (L.) (3), *Vipera ursinii* Bp. (4), and *Bitis arietans* Merrem (2).

The specimens of *Trimeresurus albolabris* and also one specimen of *Bitis arietans* were placed at my disposal by Dr. L. D. Brongersma of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden. Thanks to the helpfulness of Dr. Brongersma it was possible to do a number of measurements to skulls of Viperidae in the Museum van Natuurlijke Historie at Leiden. I may kindly thank Dr. Brongersma for his valuable assistance.

The other specimen of *Bitis arietans* belongs to the Musée d'Histoire Naturelle at Paris. Dr. J. Anthony of that museum was so kind as to enable me to dissect some snakes, viz. *Bitis arietans* and *Cerastes cornutus*, and to measure many Viperidae. I may thank Dr. Anthony and Dr. J. Saban for the hospitality I enjoyed at the Institute d'anatomie comparée.

From the collection of the Naturhistorisches Museum in Vienna Dr. J. Eiselt placed at my disposal 4 specimens of *Vipera ammodytes*, 4 specimens of *Vipera ursinii* and the specimen of *Crotalus terrificus*. I may thank Dr. Eiselt for his valuable help and also for giving me the opportunity to measure 32 heads of different species.

Thanks also to Professor R. Mertens, from whom I got 2 *Vipera ammodytes* and 1 *Vipera berus* to dissect and 3 specimens to measure.

Dr. H. J. Zwart from the Geological laboratory in Leiden was so kind as to catch 4 *Vipera aspis* in the Pyrenees. Friendly thanks I may give him. Two of the specimens of *Crotalus atrox* came from the Rotterdam Zoo "Blijdorp" and two of them came from the Zoological garden Natura Artis Magistra at Amsterdam. I may thank Ir. F. J. Appelman and Dr. E. F. Jacobi for the placing at my disposal of these specimens.

The material was preserved in alcohol 70%, the specimen of *Bitis arietans* from Paris in formaline 4%.

The following measurements of the parts of the skulls were taken:

1. The length of the cerebral skull, measured in the median from the dorsal ridge of the foramen occipitale to the point between the olfactory capsule and the cerebral skull.
2. The length of the olfactory capsule, measured in the median from the most rostral point of the skull to the point in the dorso-median between the olfactory capsule and the cerebral skull.
3. The width of the olfactory capsule. The greatest width was measured.
4. The diameter of the orbit. The measured diameter was the caudally-rostrally directed one through the centre of the orbit laterally from one bony ridge to the other.
5. The length of the maxilla, measured rostrally from the point between the bases of the poison-fangs to the most dorsal point.
6. The distance between the articulations on the maxilla. Caudally the distance between the central parts of the articulations was measured in dorsal-ventral direction.
7. The length of the quadrate. Caudally the distance from the top of the quadrate to a point between the ventral articular knobs was measured.
8. The length of the supratemporal as great as possible in caudal-rostral direction.
9. The length of the lower jaw from the rostral point of the jaw to the central point of the articulation.



10. The distance from the orbit to the supratemporal from the most caudal point of the orbit to the most rostral point of the supratemporal.
11. The shortest distance between the orbits in the dorsal surface.

In the table the numbers are given in tenths of mm, in the diagrams the numbers on the axes refer to cm.

In the table and the diagram the measurements taken from the skulls of the genus *Lachesis* were used to get a situation comparable with *Trimeresurus*.

It was not possible to observe living specimens of the pit-vipers. Details in the way of feeding and the kinds of prey were obtained from descriptions in literature. In connection with this the following publications may be mentioned: Gadow (1901), Ditmars (1912), Radovanović (1929, 1935), Haas (1929), Rose (1955), Klauber (1956).

To get a good comparison some films were made of the feeding mechanism of *Atheris chlorechis* Schlegel, *Bitis gabonica* Duméril et Bibron, *Vipera aspis* L. and *Naja haje* Laur. in the Antwerp Zoo. I may thank first Mr. C. Groot for his ready help to make the films and next the management of the Antwerp Zoo, particularly Mr. W. Vandenberg, director, Dr. Agatha Gijzen, biologist, and Mr. J. van Gorp, attendant. The value of the films consisted in the possibility to observe separately certain movements that occur simultaneously. From several pictures some measurements could be taken. A film of the strike of a rattlesnake, presumably *Crotalus ruber* from the New York Zoological garden was also at my disposal. This excellent cinematographic feat was performed by Mr. H. M. Lester, Mr. S. Dunton and Dr. J. A. Oliver.

Some bony elements were enclosed in plastic and then sawn by a small diamondsaw of 2 cm diameter. The sections were drawn afterwards from under a stereo-microscope.

Most of the descriptions could only be given qualitatively and consequently the relation of the sizes had to be determined rather subjectively. In spite of these handicaps it seemed to be justified to draw the conclusions mentioned in this publication. For a more detailed consideration a larger amount of material is needed. I hope this research can be carried out by biologists who have that material at their disposal.

The drawings were made by Mr. N. Teegelaar. I thank him for his valuable help in making the paper illustrated.

### III. Description

For the description of the heads is started from the situation in *Vipera berus* (Dullemeijer, 1956). Only the differences with *Vipera berus* and some phenomena which are necessary for a more complete comprehension are mentioned. The dissected species of the genus *Vipera* have generally a similar structure as *Vipera berus*, so that only the name of the genus could be mentioned. For the description of the genus *Crotalus* the species *Crotalus atrox* is used. Where not specially mentioned *Crotalus terrificus* has structures as *Crotalus atrox*.

#### A. The skull

The cerebral skull of *Crotalus atrox* (Fig. 1) is an oblong box, on the upper side flat and nearly rectangular, somewhat broadened rostrally. In transverse section the general shape is triangular, caudally slightly deeper than rostrally. Close to the orbit and in front of it there is a small process of the frontal, with which the praefrontal is connected by means of a joint.

The praefrontal (Fig. 2) is a flat, nearly square element. Its plane makes an angle of about 45° with the median plane, the lower surface is directed latero-ventrally. Rostrally the thickened lateral edge bears a ventrally directed knob which forms the condyle of the joint with the maxilla. Caudally this lateral edge has three processes, one directed dorso-caudally and somewhat rounded, one directed caudally and wedge-shaped and one directed ventro-caudally, wedge-shaped and slightly bent. Between the two first mentioned processes lies the process of the frontal. The caudal process is a little extended medially and fits in a cavity in the frontal.

The lateral part of the roof of the skull (Fig. 1) near the eye is concave ventrally and forms also the dorsal ridge of the orbit. The ridge of the orbit lies a little more dorsally than the remaining part of the roof. The caudal border of the orbit is formed by the postfrontal which forms together with the frontal the processus postorbitalis. This ventrally bent process is shorter than that in *Vipera*. Caudal to the orbit and close to it the width of the roof of the skull is a little smaller, because the lateral border is a concave edge, lying

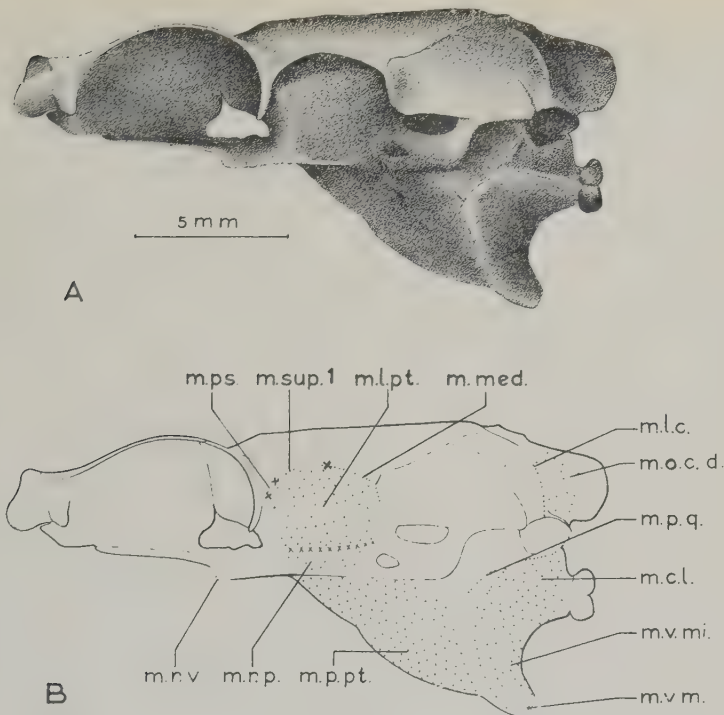


Fig. 1. Lateral view of the cerebral skull of *Crotalus atrox* from left. a) drawn from nature; b) diagram. *m.c.l.*, musculus longissimus colli lateralis; *m.l.c.*, musculus longissimus capitis; *m.l.pt.*, musculus levator pterygoidei; *m.med.*, musculus adductor mandibulae externus medialis; *m.o.c.d.*, musculus obliquus capitis dorsalis; *m.p.q.*, musculus protractor quadrati; *m.p.pt.*, musculus protractor pterygoidei; *m.ps.*, musculus adductor mandibulae internus pseudotemporalis; *m.r.p.*, musculus retractor palatini; *m.r.v.*, musculus retractor vomeris; *m.sup.1*, musculus adductor mandibulae externus superficialis 1; *m.v.m.*, musculus capitis ventralis major; *m.v.mi.*, musculus capitis ventralis minor



Fig. 2. Ventral view of the right praefrontals of *Crotalus atrox* (a) and *Bitis arietans* (b)

somewhat more medially than the ridge of the orbit. The caudal part of the roof is as wide as the part in the orbital region. Here the lateral border lies a little more ventrally. The most caudal part of the cerebral skull narrows strongly in the dorsal plane. The shape of the caudal part resembles that in *Vipera*, the most caudal triangular surface, however, is a little more bevel, so that it faces dorso-caudally.

The latero-ventral surface of the cerebral skull is formed partly by the inside of the orbit, partly by the outside of the canales semi-circulares, partly by a crest on the ventral side in the median and for the rest by the bony wall of the cerebral capsule.

The orbit is rather deep and is closed dorsally and medially by the ventral side of the plate-shaped frontal. Caudally the orbit is open, only on the outmost lateral ridge lies the narrow rod of the processus postorbitalis. Ventrally the orbit is open with the exception of the extremely medio-caudal corner, where a flat process, directed rostro-laterally, forms the wall. The rostral border of the orbit is formed by the praefrontal mentioned above.

Caudal to the orbit and close to it the dorsal part of the lateral wall of the cerebral skull is convex, the ventral part is concave. Both parts are separated by a crest, running caudally and a little dorsally, which crest is a continuation of the process in the caudal part of the orbit. The dorsal convex part lies slightly more medially than the dorsal edge of the parietal. Here the parietal forms a small pentice. Because just caudal to this area the lateral edge of the roof bends sharply ventrally and the crest is directed somewhat dorsally, this area becomes extremely narrow. The details of the structure of this narrow area, which forms the lateral wall of the canales semi-circulares, are very complicated. Close to the edge of the roof and ventral to it are both the openings for the nervus trigeminus. They are separated by a small flat bony plate, directed latero-ventrally, which tends from the crest mentioned above onto the lateral edge of the roof. Caudal to this area lies the fenestra ovalis.

The concave ventral part of the lateral wall of the cerebral skull is extended for a great deal by a strong impaired crest in the medial plane. This crest starts just behind the orbit. Caudally it becomes higher as far as midway ventral to the canales semi-circulares, where it ends ventrally in a spine, which is directed caudo-ventrally. Just caudal to this point the crest abruptly becomes lower.



The caudal border of the crest is a circular line, ending close to the foramen occipitale and ventral to it. A high part of this crest, close to the orbit and ventral to it, as is found in *Crotalus terrificus*, does not exist.

The bony ethmoidal capsule has practically equal proportions in every direction. Its breadth is about half the entire breadth of the head. The medial wall consists of a bony septum from which the pointed-shaped praemaxillary bones start. At a short distance caudally the septomaxilla forms a triangular ventral bottom. The top of this triangle continues laterally as far as half the depth. Ventrally the bottom of the ethmoidal capsule is enlarged by the bladder-shaped extension of the septomaxilla and the vomer. This bladder-shaped extension has a caudal opening, which is medially limited by a pointed-shaped process of the vomer. The roof of the ethmoidal capsule lies in the same plane as the roof of the cerebral skull. It reaches as far as the lateral wall and rostrally as far as roughly midway the length of the capsule.

The maxilla (Fig. 3) is fitfully shaped. From a lateral and a medial view it is more or less triangular. From a rostral and a caudal view it is nearly a square of which the right top-angle is lacking. Ventrally it is slightly bent. At the base the transverse section is about triangular, the top lying rostrally, the base caudally. Dorsalwards the transverse section becomes oblong and narrow; only the medial wall of the maxilla is present as a thin plate in a parasagittal plane. This thin plate is broadened at the top of the maxilla, forming the joint with the prae frontal. In the spherical area between

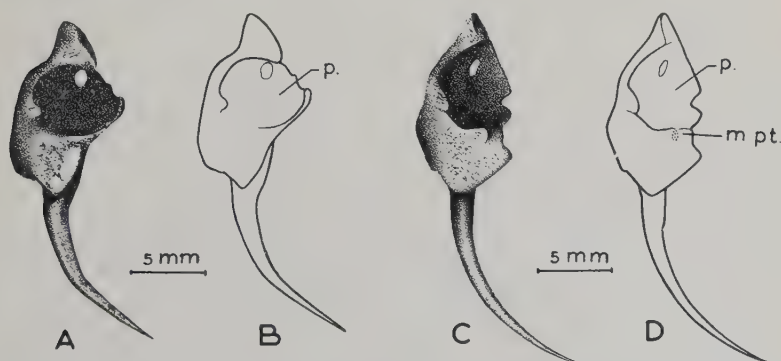


Fig. 3. Lateral view of the left maxillary bones of *Crotalus atrox* (a and b) and *Trimeresurus albolabris* (c and d), a) and c), drawn from nature; b) and d), diagrams. m. pt., musculus adductor mandibulae internus pterygoideus; p., cavity for the pit

the base-part of the maxilla, the thin plate and the joint just mentioned lies the pit-organ. Just caudo-ventrally on the base of the transverse section of the base-part lies the oblong knob of the joint with the transversum. This condyle is directed exactly latero-medially and becomes a little bigger towards both ends. Laterally the condyle joins a triangular plate, which forms the lateral wall of the cavity where the poison-fang is placed. Medially this cavity lies between the joint and the medial wall of the maxilla. The cavity has ventrally no bony boundary. The medial wall of the maxilla has a triangular extension as a limitation of the cavity of the poison-fang. The surface of the joint with the praefrontal consists of a cavity and a knob. The round cavity lies laterally; the knob lies medially and is oval-shaped. The cavity lies ventral to the knob. Both joints on the maxilla are not only connected by the medial plane of the maxilla, but also by a bony rod, running from mid-ventral to the dorsal knob to right dorsal to the medial knob of the joint with the transversum. This rod has on its ventral side a rostral plate-shaped extension, directed slightly medially, so that this plate is connected with the medial wall of the maxilla a little rostral to the joints.

The transversum (Fig. 4) is an oblong, rather flat bone. It is much broadened rostrally, less caudally. The rostral part is formed by three extensions:

- a) a medial, nearly triangular, part, of which the plane is directed medio-caudo-dorsally in contradistinction from the whole transversum, which is directed practically dorsally. From a rostral view this extension forms a small cavity, the articular cavity in which fits the medial knob of the oblong articular surface of the maxilla,
- b) a part, slightly bent laterally and ending in a point,
- c) a very short blunt extension between the two parts mentioned.

The caudal boundary is straight. The transversum is slightly hooked at about a quarter of its length from rostral.

The pterygoid (Fig. 4) consists of two parts: a teeth-bearing part, lying rostral to the joint with the transversum and a part to which muscles are attached and which lies caudal to the joint with the transversum. It may be observed that the place of connection with the transversum can hardly be distinguished as a separate part, like it is the case in *Vipera*. The rostral part is a flat rod where the teeth are placed on the narrow ventral side. The caudal part is

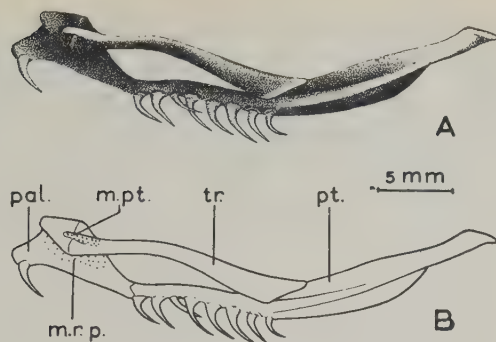


Fig. 4. Lateral view of the left upper jaw of *Crotalus atrox*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. pt.*, musculus adductor mandibulae internus pterygoideus; *m. r. p.*, musculus retractor palatini; *pal.*, palatine; *pt.*, pterygoid; *tr.*, transversum.

a thin two-winged rod, running from rostro-medial to caudo-lateral. The first wing stands latero-dorsally, its greatest extension is halfway the pterygoid. The second wing is directed medially in the rostral part; halfway the pterygoid, however, where it has its greatest extension, the direction changes and becomes caudo-medial. The rod of the pterygoid and both wings end pointed-shaped in an articular surface. This articular surface is a little thickened laterally, so that it is oval.

The palatine (Fig. 4) is a short flat triangular element. It lies in the production of the pterygoid and has its greatest extension dorsally. On its narrow ventral surface it usually bears two teeth.

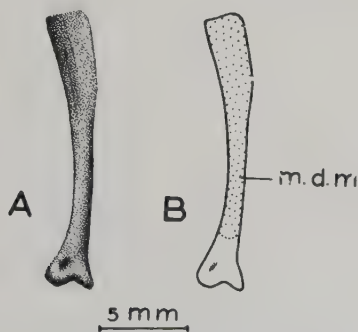


Fig. 5. Caudo-lateral view of the left quadrate of *Crotalus atrox*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. d. m.*, musculus depressor mandibulae.

The quadrate (Fig. 5) resembles in many respects that in *Vipera berus*. In the ventral part the lateral surface is bounded more distinctly than the rostro-medial surface. In this ventral part the transverse section is as good as triangular.

The supratemporal (Fig. 6) is a flat element consisting of three processes: a caudal one, a ventro-lateral one and a rostral one. The caudal process is short and rounded. The ventro-caudal process is the same shape, but a little bigger. The rostral process is longer, slightly curved and relatively a little narrower than both the other ones.



Fig. 6. Lateral view of the right supratemporal of *Crotalus atrox*

The lower jaw (Fig. 7) is about the same shape as that in *Vipera berus*. However, the teeth-bearing part and the plate-shaped extension rostral to the joint occupy a relatively smaller area. The dorsal surface close to the joint and caudal to it is, compared to that in *Vipera berus*, extended medially, so that a pentice-like plate is formed.

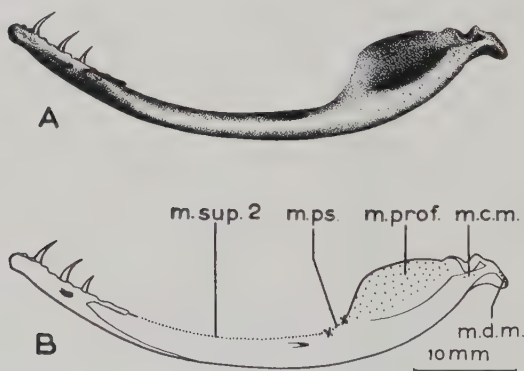


Fig. 7. Lateral view of the left lower jaw of *Crotalus atrox*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. c. m.*, musculus cervico-mandibularis; *m. d. m.*, musculus depressor mandibulae; *m. prof.*, musculus adductor mandibulae externus profundus; *m. ps.*, musculus adductor mandibulae internus pseudotemporalis; *m. sup. 2*, musculus adductor mandibulae externus superficialis 2



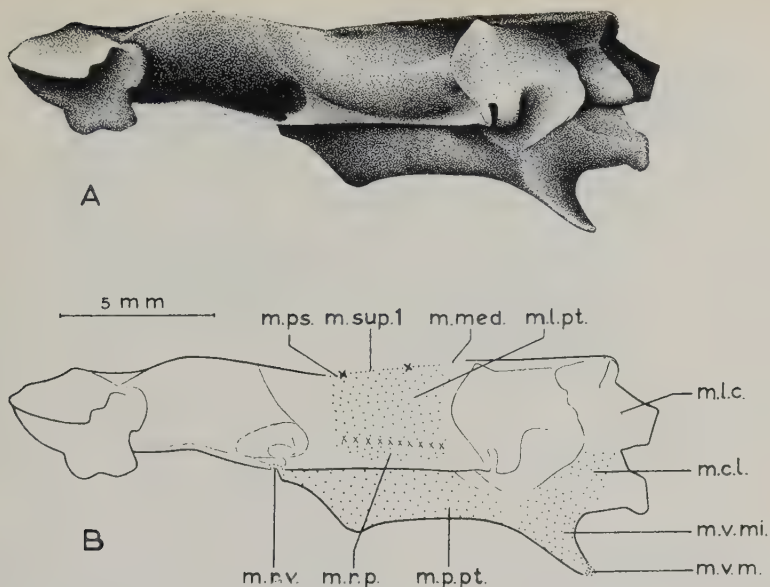


Fig. 8. Lateral view of the cerebral skull of *Trimeresurus albolabris* from left. a) drawn from nature; b) diagram. *m. c. l.*, musculus longissimus colli lateralis; *m. l. c.*, musculus longissimus colli medialis; *m. l. pt.*, musculus levator pterygoidei; *m. med.*, musculus adductor mandibulae externus medialis; *m. p. pt.*, musculus protractor pterygoidei; *m. ps.*, musculus adductor mandibulae internus pseudotemporalis; *m. r. p.*, musculus retractor palatini; *m. r. v.*, musculus retractor vomeris; *m. sup. 1*, musculus adductor mandibulae externus superficialis 1; *m. v. m.*, musculus capitis ventralis major; *m. v. mi.*, musculus capitis ventralis minor

The cerebral skull of *Trimeresurus albolabris* (Fig. 8 and 9) differs only on some minor points from that of *Crotalus atrox*. The transverse section is a little more rounded.

The crest that tends caudally along the lateral edge of the roof extends as far as the crista occipitalis. The canalis semi-circularis anterior extends a little more sharply and it bears a crest, which diverges rostrally from the crest mentioned above. The crista occipitalis is relatively high, so that caudally a groove is formed.

From a lateral view the praefrontal of *Trimeresurus* is trapezium-shaped. Compared to that in *Crotalus* the rostral part is a little narrower. On the caudal surface, about midway, lies the condyle of the joint with the frontal; midway on the medial surface is a short pointed-shaped process. The rostral surface has a slightly thickened edge, which forms the articular surface for the maxilla. The ventral surface of the praefrontal is concave.

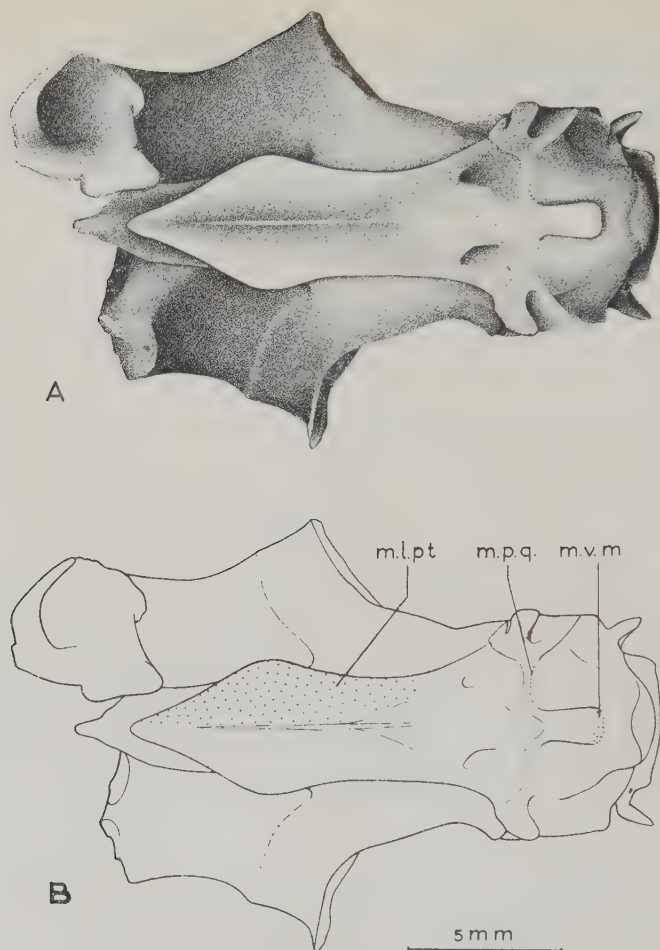


Fig. 9. Ventral view of the cerebral skull of *Trimeresurus albolabris*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. l. pt.*, musculus levator pterygoidei; *m. p. q.*, musculus protractor quadrati; *m. v. m.*, musculus capitis ventralis major

The difference in the shape of the jaws is found in the transversum and the pterygoid (Fig. 10). These parts are relatively well developed, whereas the rostral parts of the pterygoid and the palatine are very thin.

The surface of the joint of the transversum with the maxilla is almost similarly shaped, though the processes are smaller. The transversum is nearly as broad all over its length, with the exception of an area close to the joint, which has laterally a broad-

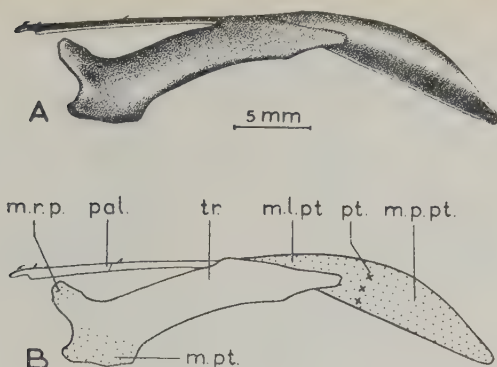


Fig. 10. Dorsal view of the left upper jaw of *Trimeresurus albolabris*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. l. pt.*, musculus levator pterygoidei; *m. pt.*, musculus adductor mandibulae internus pterygoideus; *m. p. pt.*, musculus protractor pterygoidei; *m. r. p.*, musculus retractor palatini; *pal.*, palatine; *pt.*, pterygoid; *tr.*, transversum

ening, and of the very caudal part, which forms a long and firm connection with the pterygoid.

The shape of the caudal part of the pterygoid is the same as that in *Crotalus* and *Vipera*, however, it is relatively strong, compared to the rostral part.

The quadrate (Fig. 11) is dorsally relatively broader than that in *Vipera* and *Crotalus*.

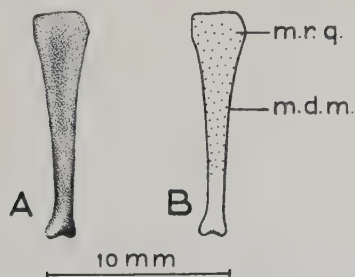


Fig. 11. Caudo-lateral view of the left quadrate of *Trimeresurus albolabris*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. d. m.*, musculus depressor mandibulae; *m. r. q.*, musculus retractor quadrati

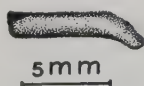


Fig. 12. Dorsal view of the left supratemporal of *Trimeresurus albolabris* drawn from nature

The supratemporal (Fig. 12) is caudally curved medially and does not bear a lateral process.

The lower jaw (Fig. 13) is the same shape as that in *Crotalus* and *Vipera*. The relations of the parts are like those in *Vipera*.

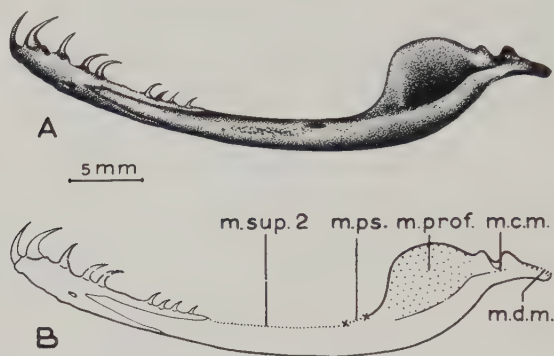


Fig. 13. Lateral view of the left lower jaw of *Trimeresurus albolabris*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. c. m.*, musculus cervico-mandibularis; *m. d. m.*, musculus depressor mandibulae; *m. prof.*, musculus adductor mandibulae externus profundus; *m. ps.*, musculus adductor mandibulae internus pseudotemporalis; *m. sup. 2*, musculus adductor mandibulae externus superficialis 2

The cerebral skull of *Bitis arietans* (Fig. 14 and 15) differs in many respects from those in the genera mentioned before. The skull is relatively short and wide, which is mainly due to a great laterally expanded extension of the roof caudal to the orbit.

The area of the orbit is nearly shaped as that in *Crotalus*. The caudal boundary, however, lies a little more laterally and is more concave, so that the lateral plane is directed more rostrally than that in *Crotalus*. The processus portorbitalis is especially distally very broad and lies far laterally, because of a far laterally expanded extension of the parietal. The lateral limit of the parietal, caudal to the processus postorbitalis, lies somewhat more laterally than the medial edge of the orbit, which is quite contrary to that of other genera.

The area of the canales semi-circulares is also extended laterally, so that a long porus acusticus occurs.

The crest on the base of the processus postorbitalis is directed medially and slightly caudally. The crista occipitalis tends from



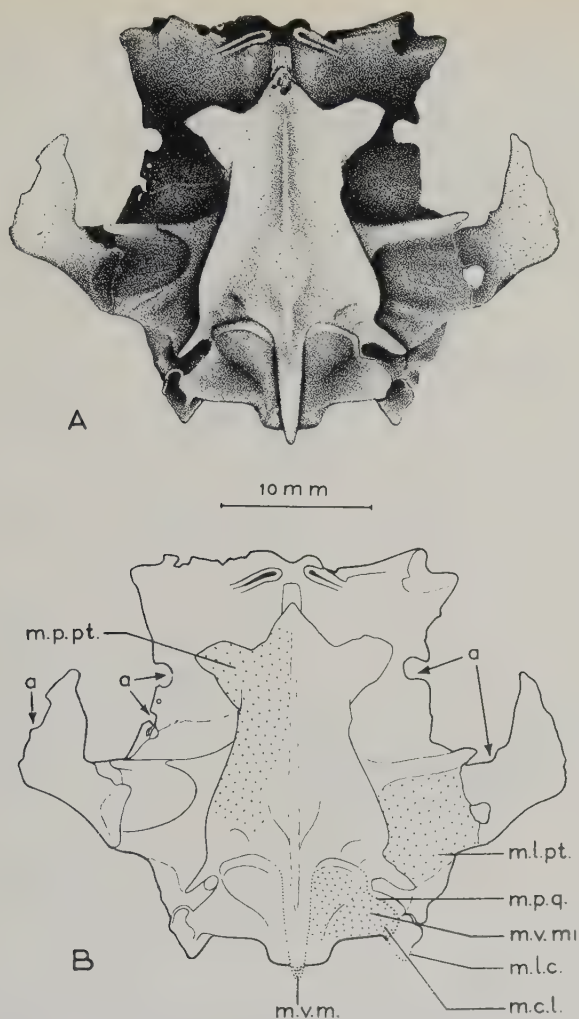


Fig. 14. Ventral view of the cerebral skull of *Bitis arietans*, rostral side on top. This specimen from the collection of the Laboratoire d'anatomie comparée, Paris, shows some abnormalities in bone formation. As in the orbital wall the bony ridges show some irregularities, a. a) drawn from nature; b) diagram. *m. c. l.*, musculus longissimus colli lateralis; *m. l. c.*, musculus longissimus capitis; *m. l. pt.*, musculus levator pterygoidei; *m. p. pt.*, musculus protractor pterygoidei; *m. p. q.*, musculus protractor quadrati; *m. v. m.*, musculus capitis ventralis major; *m. v. mi.*, musculus capitis ventralis minor

medial to lateral, slightly caudally, so that between both crests and the lateral boundary of the roof a triangular area is formed, which is a little sagged with regard to the remaining part of the roof.

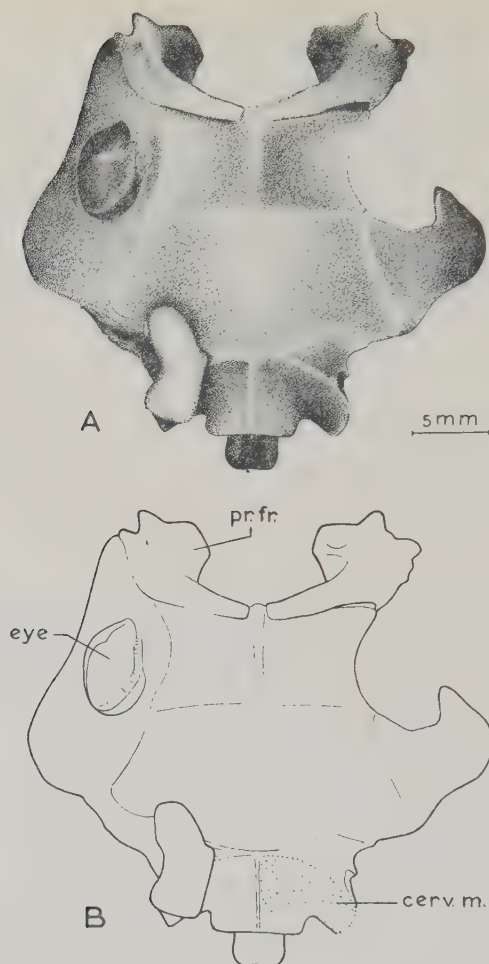


Fig. 15. Dorsal view of the cerebral skull of *Bitis arietans*, rostral side on top. This specimen from the Museum van Natuurlijke Historie, Leyden, shows an abnormal supratemporal. a) drawn from nature; b) diagram. *cerv. m.*, cervical muscles; *pr. fr.*, praefrontal

Related to the lateral extension of the roof is also the fact that the lateral wall of the cerebral skull close to the eye and caudal to it is concave. In the otical region the foramina are much longer, so that they are cylindric openings. Caudally the width of the cerebral skull is less, the caudal edge of the processus postorbitalis is higher and tends latero-caudally rostralwards as far as the foramen nervi trigemini.

On the ventral wall of the cerebral skull the crests on the sphenoid have a wing-shaped extension. About midway ventral to the orbit is the rostral boundary from lateral to medial. Here the wing has its greatest extension. The crest in the median is relatively weakly developed, but it ends in a long, very strong spine, somewhat curved and directed ventrally.

The maxilla (Fig. 16) is the same shape as that of *Vipera*. The connective part between the two articular surfaces is relatively a little thicker.

The transversum (Fig. 16) has, compared to that in *Vipera*, a latero-rostrally expanded extension. This extension tends from the rostral articular surface to halfway the transversum and is more or less triangular. The rostral border is convex, the caudal one concave. The torsion in the transversum in *Bitis* is quite great and is about  $90^\circ$ . The connection with the pterygoid is rather extended.

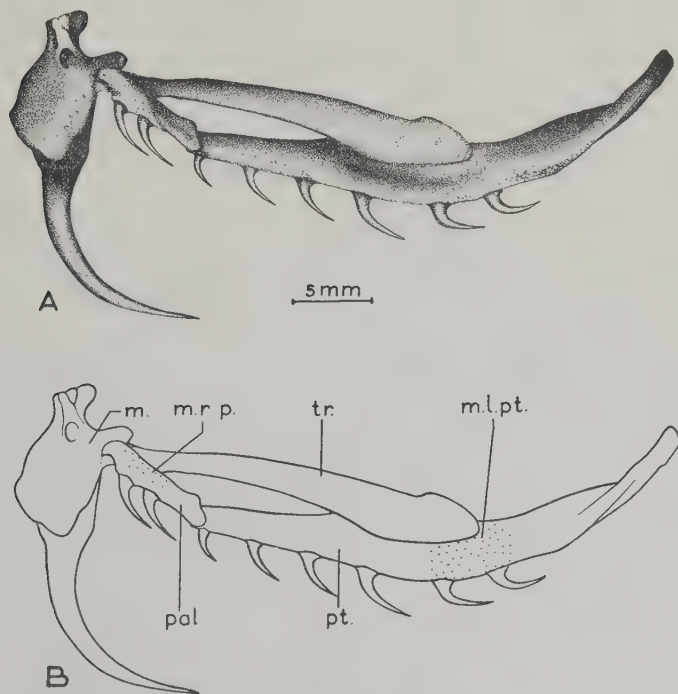


Fig. 16. Medial view of the right upper jaw of *Bitis arietans*. a) drawn from nature; b) diagram. *m.*, maxilla; *m. l. pt.*, musculus levator pterygoidei; *m. r. p.*, musculus retractor palatini; *pal.*, palatine; *pt.*, pterygoid; *tr.*, transversum

The pterygoid (Fig. 16) is built as in the other snakes, the wings of the caudal part are directed more dorsally-ventrally; they make a greater angle. The dorsal wing ends on a short distance from the distal end of the pterygoid. Latero-rostral to the place where it is connected with the transversum the pterygoid has a small bony ridge. Usually the pterygoid can bear a row of fourteen teeth, of which seven are present. The row reaches as far as a short distance caudal to the connection with the transversum.

The palatine is rather weakly developed and resembles that in *Vipera*.

The quadrate (Fig. 17) is nearly the same shape as that in *Vipera*. Relatively it is a little longer. Close to the top and ventral to it the quadrate is somewhat broadened. The rostral and the caudal surface are more distinctly separated than those of the quadrate in *Vipera*, which results in a more or less triangular transverse section.

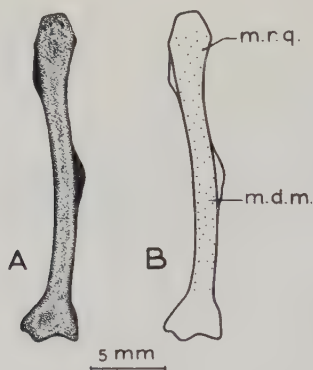


Fig. 17. Caudo-lateral view of the left quadrate of *Bitis arietans*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. d. m.*, musculus depressor mandibulae; *m. r. q.*, musculus retractor quadrati

The supratemporals in *Bitis* (Fig. 18) and *Vipera* are similarly shaped. The rostral part of the supratemporal of *Bitis* is a little broadened, the caudal and lateral processes are more rounded than those in *Vipera*.



Fig. 18. Dorsal view of the left supratemporal of *Bitis arietans*, drawn from nature



The lower jaw (Fig. 19) is the same shape as that in the other *Viperidae*. The caudal part of the dentary is not connected with the "Groszknochen". The plate-shaped extension of the joint takes relatively less room. The processus articularis caudal to the joint is pretty much extended and curved medialwards.

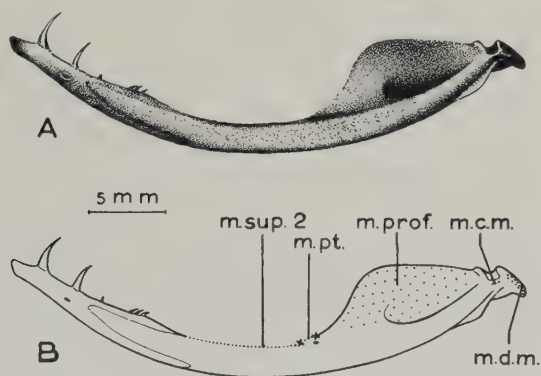


Fig. 19. Lateral view of the left jaw of *Bitis arietans*. a) drawn from nature; b) diagram. *m. c. m.*, musculus cervico-mandibularis; *m. d. m.*, musculus depressor mandibulae; *m. prof.*, musculus adductor mandibulae externus profundus; *m. ps.*, musculus adductor mandibulae internus pseudotemporalis; *m. sup. 2*, musculus adductor mandibulae externus superficialis 2

## B. The muscles

Only very few descriptions of the muscles of the different species of the genera *Crotalus*, *Trimeresurus* and *Bitis* are found in literature. Radovanović described in 1935 the position of the muscles in the head of these genera. Some other authors (Kathariner, 1900; Hager, 1906) only mention the muscles attached to the poison-gland. Haas (1929, 1931, 1952) described the muscles of some allied snakes. I shall describe the structure, the position and the way of attachment of the muscles, only so far as they differ from those in *Vipera* (Dullemeijer, 1956) and are of use for the consideration.

### 1. *Musculus adductor mandibulae externus superficialis*

In all the examined *Viperidae* this muscle is divided into two parts.

In *Crotalus* (Fig. 1) the first part (*m. sup. 1*) runs from a place caudal to the base of the processus postorbitalis to the connective

tissue in the corner of the mouth and is thus connected with the lower jaw. The place of attachment on the cerebral skull is a very narrow area, extended from medio-caudal to the base of the processus postorbitalis as far as one third of the distance to the supratemporal. The dorsal border of the place of attachment is formed by a low crest-like ridge directed laterally on the cerebral skull. This ridge may be considered a continuation of the caudal edge of the processus postorbitalis. The muscle is musculously attached to the lower side of the ridge. Lateral to this area of attachment the muscle covers the cerebral skull over a short distance, does not attach, however, but only glides over it.

The muscle is ventrally attached to the medial surface of the connective tissue of the corner of the mouth. The attachment happens by means of a moderately broad aponeurosis, which is medially connected with the connective tissue bag of the glandula venenata.

In *Trimeresurus* this first part (Fig. 8) of the muscle has a course and attachment as in *Crotalus*. The size is somewhat smaller.

In *Bitis* this part of the muscle is very thin. The dorsal attachment occurs aponeurotically to the cerebral skull ventral to the rostral point of the supratemporal. The ventral attachment to the connective tissue of the mouth is just dorsal to the hindmost part of the dentary.

In *Crotalus* the course and way of attachment of the second part (Fig. 7; *m. sup. 2*) of the musculus adductor mandibulae externus superficialis are similar to those in *Vipera*. The place of attachment on the glandula venenata reaches further rostralwards than in *Vipera*. The muscle bundle seems to be relatively thicker. Just like the situation in *Vipera* the muscle bundle is twisted in such a way that the medio-ventral surface, attached to the poison-gland, becomes the lateral surface near the lower jaw. The dorsal fibres run more caudally than the ventral ones.

The place of attachment on the lower jaw is relatively larger in *Crotalus* than in *Vipera*. It occupies the upper side of the lower jaw from the plate-shaped extension to the dentary. The short aponeurotic attachment is rather firm.

In *Trimeresurus* (Fig. 13) the situation of this second part of the muscle is similar to that in *Crotalus*.

In *Bitis* (Fig. 18) the muscle is very thick, the course and way of attachment occur in the same way as those in *Vipera*.

## 2. *Musculus adductor mandibulae externus medialis* (m. med.)

In *Crotalus* (Fig. 1) this muscle is relatively smaller than in *Vipera*, its course in both genera is alike. The dorsal place of attachment is a line on the parietal, which line is a continuation of the dorsal borderline of the place of attachment of the musculus adductor mandibulae externus superficialis 1.

The ventral place of attachment lies on the caudo-medial side of the thickened margin of the aponeurosis of the musculus adductor mandibulae externus superficialis 1, so in the corner of the mouth.

In *Trimeresurus* (Fig. 8) as well as in *Bitis* no great differences concerning this muscle could be found. In general the size of the muscle in *Bitis* is relatively big.

## 3. *Musculus adductor mandibulae externus profundus* (m. prof.)

The course and way of attachment of this muscle are almost the same in *Crotalus* (Fig. 7) as in *Vipera*. In *Crotalus* it is easier to distinguish the fibres of this muscle from those of the musculus adductor mandibulae posterior than in *Vipera*, because in the former genus the fibres of both muscles make a larger angle with each other. If indeed the course of the fibres is used to make a distinction between both muscles, the course of the nervus trigeminus ramus mandibularis is different in both genera. In *Crotalus* this ramus runs among the fibres of the musculus adductor mandibulae externus profundus, in *Vipera* it runs just between both muscles. If the course of the ramus mandibularis is used to make a distinction between these two muscles, then in *Crotalus* the musculus adductor mandibulae externus profundus is composed of fibres running in two different directions.

In *Trimeresurus* (Fig. 13) the situation is comparable to that in *Crotalus*. The fibres run in a more caudal direction.

In *Bitis* (Fig. 18) is the same situation as in *Vipera*, only the musculus adductor mandibulae externus profundus is relatively bigger, whereas the musculus adductor mandibulae posterior is relatively smaller.

## 4. *Musculus adductor mandibulae posterior* (m. post.)

This muscle is relatively smaller in *Crotalus* than in *Vipera*. The way of attachment of the muscle is similar to that in *Vipera*. The course of the fibres is also directed dorsally, though in a less degree than in *Vipera*.

In *Trimeresurus* and *Bitis* no other differences concerning this muscle occur than those mentioned above.

5. *Musculus adductor mandibulae internus pseudotemporalis* (m. ps.)

This muscle is relatively very small in *Crotalus*. It runs from the base of the processus postorbitalis to the corner of the mouth and to the lower jaw. The place of attachment on the cerebral skull lies between the places of attachment of the musculus adductor mandibulae externus superficialis and the musculus levator pterygoidei; the area is very narrow and indistinctly outlined. The muscle fibres are attached to the connective tissue just ventral to the corner of the mouth and to the lower jaw, where they occupy a very small area, just rostral to the plate-shaped extension. The same situation holds for *Trimeresurus* and *Bitis*.

6. *Musculus adductor mandibulae internus pterygoideus* (m. pt.)

This muscle (Fig. 20) has roughly the same structure and course in *Crotalus* as in *Vipera*. It is, however, more distinctly divided into four parts.

The first part runs from the transversum to the caudo-ventral part of the medial side of the lower jaw. The place of attachment on the transversum (Fig. 4) lies on the rostro-lateral knob and on the lateral part of the ventral surface just caudal to the rostro-lateral knob. The place of attachment on the knob is very narrow; the attachment is aponeurotic. The place of attachment on the ventral surface is a triangular area, of which the length is three times the width; the attachment is muscular. A small bundle of the first part is attached to the dorsal side of the bag in which the teeth grow. The fibres of this first part run parallel to the lower jaw, where they occupy a place of attachment similar to that in *Vipera*. The different places of attachment on the lower jaw of the four parts of this muscle can no more be distinguished in *Crotalus* than in *Vipera*.

The second part is attached to the latero-rostral knob by the same aponeurosis as the first part, in such a way that the second part is caudal to the first part. The fibres are more or less twisted round the first part. The place of attachment on the lower jaw lies just caudal to the place of attachment of the first part.



The third part is also attached to the latero-rostral knob by the aponeurosis just mentioned and to the dorso-medial side of the transversum, where it occupies a triangular area, which is smaller than the place of attachment of the first part. The fibres of this third part run caudalward as far as halfway the length of the whole muscle and dorsal to the first part. The caudal attachment to the connective tissue of the bag of the poison-gland and to the connective tissue in the corner of the mouth is aponeurotic. The fourth part, the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus accessorius, has a course and way of attachment that are similar to those in *Vipera*.

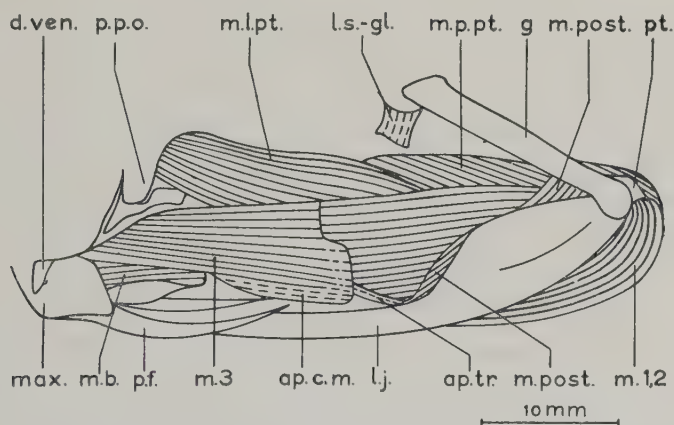


Fig. 20. Lateral view of the left musculus adductor mandibulae internus pterygoideus in *Crotalus atrox*. *ap. c. m.*, aponeurosis to the corner of the mouth; *ap. tr.*, aponeurosis to the transversum; *d. ven.*, ductus venenatus; *l. j.*, lower jaw; *l. s.-gl.*, ligamentum supratemporale-glandulare; *m. 1, 2*, the first two bundles of the musculus pterygoideus; *m. 3*, the bundle to the poison-gland; *m. b.*, the bundle to the bag of the teeth; *m. l. pt.*, musculus levator pterygoidei; *m. p. pt.*, musculus protractor pterygoidei; *m. post.*, musculus adductor mandibulae posterior; *max.*, maxilla; *p. f.*, poison-fang; *p. p. o.*, processus postorbitalis; *pt.*, pterygoid; *q.*, quadrate

So the difference between the situation in *Vipera* and in *Crotalus* is:

1. in *Crotalus* the aponeurosis is completely occupied by muscle fibres.
2. in *Crotalus* there are two areas of attachment to the transversum, which are both muscular.
3. in *Crotalus* one part is attached to the bag of the poison-gland.

In *Trimeresurus* the muscle is also divided into four parts. The first part is small and attached to the poison-gland, the second is big and aponeurotically attached to the maxilla (Fig. 3) and the third, a rather strong part, is musculously attached to the ventro-rostral surface of the transversum. The fourth part is the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus accessorius, of which the course and way of attachment are the same as those in *Vipera*.

In *Bitis* three parts of the muscle are attached to the lateral wing of the transversum. One part is musculously attached to the entire upper surface of the wing, where it occupies a more or less triangular area. The second part is aponeurotically attached to the edge of the wing. The third part is musculously attached to the lower surface, where it occupies an irregular, not sharply demarcated area. Part of the fibres are attached to the dorsal surface of the bag in which the teeth grow. There exists only a very loose connection with the poison-gland. In *Bitis* the musculus adductor mandibulae externus profundus is partly attached to the capsule of the poison-gland. The musculus adductor mandibulae internus pterygoideus accessorius is rather small.

#### 7. *Musculus levator pterygoidei (m. l. pt.)*

The course and structure of this muscle in *Crotalus* are similar to those in *Vipera*. The place of attachment on the cerebral skull (Fig. 1) is relatively large, it is a square surface, extending from the caudo-medial corner of the orbit to the rostro-medial side of the foramen V<sup>2</sup>. The attachment to the pterygoid is similar to that in *Vipera*.

In *Trimeresurus* (Fig. 8) the fibres run more medialward than in *Vipera*, whereas they run more dorsalward in *Crotalus* and *Bitis*.

In *Bitis* this muscle is big. The attachment to the cerebral skull occurs to the lateral part of the ventral surface of the processus postorbitalis (Fig. 14). It is attached to the medial surface of the pterygoid from the 5th tooth up to the most caudal one (Fig. 16).

#### 8. *Musculus protractor pterygoidei (m. p. pt.)*

The only difference, concerning this muscle in *Crotalus*, with the situation in *Vipera* is the place of attachment on the cerebral skull. In *Crotalus* the attachment reaches farther rostrally and moreover,

the place of attachment is enlarged by a medial, ventrally directed plate on the cerebral skull.

In *Trimeresurus* (Fig. 9) and *Bitis* (Fig. 14) the place of attachment reaches also far rostrally.

#### 9. *Musculus protractor quadrati* (m. p. q.)

The course, structure and way of attachment of this muscle in *Crotalus* and *Trimeresurus* are just like those in *Vipera*.

In *Bitis* (Fig. 14) the area of attachment on the cerebral skull lies in a more rostral-caudal direction than in other Viperidae.

#### 10. *Musculus retractor vomeris* (m. r. v.)

The course of this muscle in *Crotalus* (Fig. 1) is similar to that in *Vipera*. It is attached to the vomer in the same way as in *Vipera*, the tendon, however, is considerably shorter. The place of attachment in the orbit lies on the most caudal part of a crest that forms the caudal and medial border of the orbit. This crest is the lateral edge of the parasphenoid. The way of attachment is tendinous. The muscle is a small bundle with a tendon at both ends.

In *Trimeresurus* (Fig. 8) and *Bitis* we find the same situation.

#### 11. *Musculus retractor palatini* (m. r. p.)

This muscle is relatively big in *Crotalus* (Fig. 1). The place of attachment lies, just like in *Vipera*, between the musculus levator pterygoidei and the musculus protractor pterygoidei. It is much enlarged by a plate-shaped extension, which lies on the margin of the sphenoid and is directed ventrally. This extension tends from the crista parasphenoideus in the caudo-medial corner of the orbit to the rostro-medial side of the foramen V<sup>2</sup>. The way of attachment is muscularous. The rostral place of attachment lies on the flat lateral surface of the palatine and on the dorsal surface of the medial condyle of the transversum. The latter area is narrow and rectangular. The way of attachment is muscularous. Rostrally the bundle seems to be more or less thickened.

In *Trimeresurus* (Fig. 8) the situation is similar to that in *Vipera*.

In *Bitis* (Fig. 16) this muscle is attached to the medial surface of the pterygoid from the anterior end to the third tooth.

A separate bundle is attached to the connective tissue tending from the palatine to the maxilla. The attachment is very firm close to the maxilla.

### 12. *Musculus retractor quadrati* (m. r. q.)

The course, structure and way of attachment of this rather small muscle in *Crotalus* (Fig. 5), *Trimeresurus* (Fig. 11) and *Bitis* (Fig. 17) resemble those in *Vipera*.

### 13. *Musculus depressor mandibulae* (m. d. m.)

In *Crotalus* (Fig. 5 and 7) the course and the structure of this muscle are in general similar to those in *Vipera*. The muscle is relatively big. Besides the rostral bundle the caudal bundle is also partly attached to the dorsal surface of the lower jaw. In *Crotalus* this dorsal surface of the lower jaw is relatively broad caudal to the joint. The rostral bundle is also relatively broad and is partly attached to the fascia of the musculus adductor mandibulae externus profundus. This attachment is rather loose. The attachment of this rostral bundle to the lower jaw occurs partly by means of a short narrow lateral aponeurosis, attached to the lateral edge of the dorsal broadening.

In *Trimeresurus* (Fig. 11) the caudal part attached to the occipital region is lacking.

In *Bitis* (Fig. 17 and 19) the situation is the same as in *Crotalus*.

### 14. *Musculus cervico-mandibularis* (m. c.-m.)

In *Crotalus* (Fig. 7) the course and structure of this muscle are similar to those in *Vipera*. The ventral attachment, however, occurs to the lower jaw instead of to the quadrate. The part of the lower jaw caudal to the condyle bends medialwards, so that the condyle is also rounded laterally. The muscle is attached to this rounded lateral side of the condyle by means of a tangential aponeurosis. The attachment to the cervical region resembles that in *Vipera*.

The course, structure and way of attachment in *Trimeresurus* and *Bitis* are like in *Crotalus*.

### 15. *Musculus neuro-mandibularis*

### 16. *Musculus branchio-mandibularis*



*17. Musculus mylo-hyoideus*

The course, structure and way of attachment of these three muscles in *Crotalus*, *Trimeresurus* and *Bitis* are like those in *Vipera*.

*18. Musculus intermandibularis*

This muscle can be divided into four separate bundles.

In *Crotalus*, *Trimeresurus* and *Bitis* the course, structure and way of attachment of the first part, the musculus intermandibularis ventralis, are like those in *Vipera*. The second part, the musculus intermandibularis posterior, is relatively small in *Crotalus* and *Bitis*; it is more rostrally attached than in *Vipera*. The muscous attachment occurs to the medial surface on the lower jaw, just caudal to the dentary. The medial place of attachment lies on the skin, just dorsal to the first part and just ventral to the third part. The third part resembles in course, structure and way of attachment that in *Vipera*; in *Crotalus* and *Bitis* it is relatively smaller. The fourth part in *Crotalus* differs from that in *Vipera* by the place of attachment, which lies on the connective tissue caudal to the ligamentum intermandibulare instead of on the lower jaw.

The situation in *Trimeresurus* is the same as in *Vipera*.

*19. Musculus genio-hyoideus**20. Musculus genio-trachealis*

Concerning these muscles, the same situation as in *Vipera* holds for *Crotalus*, *Trimeresurus* and *Bitis*.

*21. Musculus tracheo-hyoideus*

In the pit-vipers this muscle differs from that in *Vipera* in the caudal place of attachment, which lies in the tissue of the bottom of the mouth instead of on the tongue-bone.

*22. Musculus hyoglossus*

No special remarks need to be made concerning this muscle.

*23. Musculus spinalis capitis*

In *Crotalus* this muscle can be resolved into three well-separable parts.

The first part extends from the dorso-medial corner of the sloping occipital wall to the lateral surface of the processus spinosus dorsalis of the third and fourth vertebra. At both ends the narrow bundle is attached musculously.

The second part extends from the crista occipitalis caudalward. The rostral place of attachment on the crest is enlarged from the median to the medial point of the semicircular wall. The attachment occurs by means of a short aponeurosis, to which the fibres are attached ventrally. Caudally the fibres are distributed over two bundles, of which the first is musculously attached to the dorso-lateral surface of the processus spinosus dorsalis of the ninth vertebra. It is a very thin bundle. The second bundle is thicker and attached to the fascia of the musculus spinalis on a level with the ninth vertebra.

The third part of the musculus spinalis capitis is a small bundle rostrally attached just ventral to the place of attachment of the first part and caudally to the fascia of the musculus spinalis on a level with the ninth vertebra. The third part of the musculus spinalis capitis is a small bundle, rostrally attached just ventral to the place of attachment of the first part and caudally to the fascia of the musculus spinalis. Rostrally this third part is flat, the greater extent lying in dorsal-ventral direction. On a level with the second and third vertebra the bundle passes into a short tendon, to which a caudal conical part is attached.

In *Bitis* this muscle is rather simply built. The structure, course and way of attachment are similar to those in *Vipera*; the muscle is relatively small.

In *Trimeresurus* the muscle is built as in the common viper; it is undivided.

#### 24. *Musculus rectus capitis dorsalis*

In *Crotalus* this small triangular bundle is attached to an area lateral to the third part of the muscle mentioned above. This area does not reach the lateral surface of the cerebral skull. The muscle fibres converge caudalwards to attach to the line-shaped area in the median on the connective tissue dorsal to the atlas.

A similar situation is found in *Trimeresurus*, however, the muscle is slenderer.

In *Bitis* the situation is similar to that in *Vipera*, only this muscle is fused with the musculus obliquus capitis dorsalis.

25. *Musculus longissimus capitis (m. l. c.)*

In *Crotalus* (Fig. 1) this muscle runs from the crista occipitalis to the 6th–15th vertebra. The attachment is aponeurotic and extends from lateral to half way medial-lateral. The fibres are ventrally attached to the aponeurosis close to its end. The caudal attachment is muscular and occurs to the ventro-medial surface of the processus spinosi dorsales of the 6th–15th vertebra.

In *Trimeresurus* this muscle could not be observed, unless the third part of the musculus spinalis capitis represents a part of this muscle.

In *Bitis* this muscle was not present.

26. *Musculus obliquus capitis dorsalis (m. o. c. d.)*

In *Crotalus* (Fig. 1) this muscle runs from an area on the occipital, ventral to the muscle mentioned above, to the 2nd–5th vertebra. The attachment to the occiput is muscular and occupies the dorso-lateral corner of the occipital surface ventral to the musculus longissimus capitis. The muscle bundle is as broad as the muscle mentioned above and as deep as the width. The muscular attachment to the vertebrae occurs to the lateral surfaces of the processus spinosi dorsales.

The same situation holds for *Trimeresurus*.

In *Bitis* the musculus obliquus capitis dorsalis could not be distinguished from the musculus rectus capitis dorsalis.

27. *Musculus rectus capitis ventralis major (m. v. m.)*

In *Crotalus* (Fig. 1) this muscle runs from the processus sphenoides to the hypapophyseal of the 3rd–26th vertebra. The attachment to the processus sphenoides is tendinous; the fibres are attached to the dorsal surface of the tendon. The attachment to the lateral side of the process is partly tangential; some fibres are muscularly attached just dorsal to the tendon. The attachment to the hypapophyseal is muscular.

In *Trimeresurus* (Fig. 8) a similar situation occurs.

In *Bitis* (Fig. 14) this muscle cannot be distinguished from the musculus rectus capitis ventralis minor, so that it seems to be

enlarged rostrally. The place of attachment is not limited to the processus sphenoides, but expands lateralwards as far as midway, caudal to the crista basisphenoideus. Caudally the place of attachment converges moderately. Here the attachment is muscular. The fibres attached to this area are aponeurotically attached to the hypapophyseal of the vertebrae. By lack of material it could not be determined to which vertebrae they were attached. For a certain they are attached to the first three vertebrae.

28. *Musculus rectus capitis ventralis minor (m. v. mi.)*

In *Crotalus* (Fig. 1) this muscle runs from an area lateral to the place of attachment of the muscle mentioned above to the hypapophyseal of the atlas. Lateral to the processus sphenoides a small broad excavation is found, walled rostrally by a ridge in which lies the suture between the sphenoids. The muscle is muscularly attached to the medial part of the excavation. The place of attachment reaches somewhat more laterally than halfway the distance from medial to lateral. The fibres converge to the rostral side of the hypapophyseal of the atlas to attach there by means of a short aponeurosis.

In *Trimeresurus* (Fig. 8) this muscle cannot be distinguished from the musculus longissimus colli lateralis. Both muscles together occupy a position as in *Crotalus*.

In *Bitis* this muscle is described together with the major muscle.

29. *Musculus longissimus colli lateralis (m. c. l.)*

In *Crotalus* (Fig. 1) this muscle runs from an area lateral to the place of attachment of the muscle mentioned above to the 3rd–8th vertebra. The excavation just mentioned is laterally somewhat deeper; the border-ridge in this area gets the character of a crest. The muscle is attached to this crest by means of a short aponeurosis from the area of attachment of the muscle mentioned above to a place caudal to the fenestra ovalis. The excavation is occupied by a muscular attachment. The attachment to the vertebrae occurs to the most ventral part of the lateral side of the hypapophyseal of the 3rd–8th vertebra. Sometimes an aponeurotic attachment was found.

In *Bitis* (Fig. 14) the situation is similar to that in *Crotalus*.



### 30. *Musculus ilio-costalis* (m. i. c.)

In spite of the fact that in *Crotalus* this muscle is not attached to the skull, I must devote some lines to it, because in other snakes it does reach the skull. The muscle is rostrally attached by means of a short tendon to the lateral side of the connective tissue capsule of the atlas. Caudally the attachment occurs in roughly the same way as in *Vipera*.

In *Trimeresurus* a similar situation concerning this muscle exists.

In *Bitis* (Fig. 14) the situation is similar to that in *Vipera*.

## C. The articulations

### 1. *Articulation between the cerebral skull and the supratemporal*

The groove on the cerebral skull is in *Crotalus* (Fig. 1) the same shape as in *Vipera*, in *Crotalus* it is somewhat deeper. In both genera the rostral part of the supratemporal is flat and straight. The articular faces are covered by an even layer of cartilage. In *Crotalus* the articulation is firmer than in *Vipera*.

In *Bitis* (Fig. 15) the articular area on the cerebral skull is shorter and broader. The latero-caudal angle of the triangular area is almost right, instead of acute, the medio-caudal angle is relatively small, so that the whole area gives the impression of being directed medio-caudally. The surface of the area is irregular. Rostrally a narrow groove is present, bordered rostrally by the sharp curved caudal border of the parietal, caudally by the costal formed by the wall of the canalis semicircularis anterior. Between the canales semicirculares is found a rather broad groove. The whole area is covered by cartilagenous tissue, of which there is a thicker layer in the grooves. The supratemporal has a thicker part, which fits in the broad groove. The rostral margin curves into the rostral groove. The upper side of the supratemporal is spherical in transverse section. The caudal part, curved lateralwards, is flat. The socket of the articulation is very firm.

In *Trimeresurus* the triangular area is narrower and directed straight caudalwards. Both grooves are shallow. The rostral borderline of the parietal is straight and extends from rostro-lateral to medio-caudal. The supratemporal is flat straight and rounded rostrally. The caudal part, forming the surface of the articulation with the quadrate, is extended in a caudo-medial direction.

## 2. Articulation between the supratemporal and the quadrate

This articulation is on the whole similar in all the snakes investigated. Only in *Crotalus* (Fig. 6) and *Bitis* (Fig. 15) the surface of the supratemporal is slightly hollower, more or less crescent-shaped. The lateral borderline of this surface in *Vipera*, *Crotalus* and *Bitis* tends caudo-medialward, so that the supratemporal ends pointed-shaped.

In *Trimeresurus* (Fig. 12) the whole caudal part of the supratemporal extends caudo-medially.

## 3. Articulation between the quadrate and the lower jaw

This articulation is the same shape in all the snakes investigated.

In *Crotalus* the socket shows laterally a strengthening by a ligament running from the lateral side of the lower jaw.

## 4. Articulation between the quadrate and the pterygoid

This articulation is similar in all the snakes investigated. In general the socket is moderately loose. The distance between both articular surfaces is sometimes rather long, especially in *Bitis*.

## 5. Articulation between the pterygoid and the transversum

In the various snakes observed a firm connection is present between the pterygoid and the transversum. The breadth of the connecting part shows a great diversity in all these snakes. In *Vipera* it is broadest, in *Crotalus* and *Bitis* smallest.

## 6. Articulation between the transversum and the maxilla

In the pit-vipers this articulation is not a simple hinge joint (Fig. 4 and 10). The axis of the joint is directed slightly dorso-medially. On the maxilla the articular surface is formed medially by an egg-shaped knob, becoming narrower laterally. Laterally the articular surface is formed by a slight excavation, broader than the centre part between knob and excavation, and showing a small ridge in its ventral part.

The articular surface on the transversum is roughly the negative shape of the articular surface on the maxilla. In resting-position the medial part does not cover the dorsal part of the knob on the maxilla, whereas in protracted position the lateral part does not cover the ventral part of the knob on the maxilla. The outer circum-

ferences of both the articular faces are more or less the shape of a dumb-bell. They are connected by a socket of firm connective tissue and the surfaces are covered with cartilage. It must be mentioned that with regard to the poison-fangs the medial part of the joint reaches as far as the centre part of the basis of the lateral fang, whereas the lateral part of the joint reaches far lateral to the lateral fang.

In *Bitis* the articulation is formed in the same way as in *Vipera*.

#### 7. *Articulation between the maxilla and the praefrontal*

In the various snakes investigated these articulations (Fig. 3 and 16) show a great resemblance. The praefrontal (Fig. 2 and 9) has an almost flat square ventral surface. This surface is interrupted by the foramen of the ductus Harderianus and the knob of the joint in the latero-rostral corner. This knob is approximately spherical in every direction. The caudal part of the lateral edge of the flat ventral surface bears a short process, directed ventrally. On the medial part of the surface an oblong small gutter is present. The praefrontal articulates by means of the knob and the gutter with the maxilla by a cavity and a ridge respectively. Rostro-lateral to the cavity and rostral to the ridge the surface of the maxilla is rounded and covered by firm connective tissue from the rostral edge of the praefrontal.

#### 8. *The articulation between the praefrontal and the frontal*

This articulation is present in pit-vipers only. The frontal forms the rostro-medial corner of the orbit. It ends laterally in a knob-shaped process. From this process the rostral border of the dorsal surface runs straight medialwards. About one third of this rostral border bears a triangular process, of which one side starts from the lateral knob-shaped process. The other side of the triangle is in a more ventral plane, so that the plane of the triangle is facing dorso-medially. Ventral to this triangle, on a level with the rostral border, the frontal bears a knob, directed ventrally and standing on a small pillar. The pillar, the knob and the ventral surface of the triangular process form the articular surface. Moreover, the frontal articulates with the praefrontal by means of the rostral surface of the lateral knob-shaped process. The axis is directed laterally-medially. The articular connection is quite loose.

The praefrontal has two planes, one lying horizontally, described with the foregoing articulation, the other lying vertically and laterally. This lateral plane has a curved rostral border, a straight, caudo-rostrally directed dorsal border and a ventral border, of which the rostral part is formed by the articular knob of the joint with the maxilla. The caudal part of the ventral border is formed by a small process, described with the articulation between maxilla and praefrontal. The caudal border bears in the centre a small process, on each side of which is an invagination. The dorsal invagination forms the surface of the articulation with the lateral process on the frontal. The caudal border of the dorsal surface is slightly curved inward. This concave part articulates with the pillar on the ventral surface of the frontal. The former articulation is rather loose, the latter rather firm. The praefrontal moves from latero-ventral to medio-dorsal.

#### D. The ligaments

##### 1. *Ligamentum quadrato-maxillare*

In *Crotalus* and *Trimeresurus* this ligament runs from the lower jaw to the connective tissue of the glandula venenata. In contradistinction to the situation in *Vipera*, this ligament is attached to the lateral surface of the caudal articular knob of the lower jaw. The place of attachment joins that of the musculus cervico-mandibularis.

Before reaching the tissue round the gland the ligament branches off the ligamentum laterale, just as in the common viper. The attachment to the connective tissue of the gland is in the caudo-ventral corner of this gland. At this point the ligament is also connected with the fascia of the musculus profundus and the corner of the mouth. It could not be distinguished whether the ligament continues to the maxilla and the postfrontal.

In *Bitis* the ligament is rather thick, for the rest the structure is as that in *Vipera*.

##### 2. *Ligamentum supratemporale-glandulare*

The situation of this ligament is alike in *Crotalus*, *Trimeresurus*, *Bitis* and *Vipera*. In *Crotalus* and *Bitis* it is relatively firmer.

In *Crotalus* the supratemporal bears, rostral to the joint with the quadrate, a rather large process, more or less rounded ventrally.



The ligament is attached to both surfaces of this process and runs in the same direction.

In *Bitis* this process is rather small and triangular, the processes in *Vipera* and *Trimeresurus* are even smaller.

### 3. *Ligamentum quadrato-ptyergoidale*

In *Crotalus* and *Trimeresurus* this ligament is like that in *Vipera*.

In *Bitis* it is moderately long. It is attached to the quadrate at a quarter of the length from the ventral end.

### 4. *Ligamentum parieto-supratempore*

The situation of this ligament in *Crotalus*, *Bitis* and *Trimeresurus* is like that in *Vipera*.

### 5. *Ligamentum maxillo-praefrontale mediale*

In *Crotalus* and *Trimeresurus* this ligament runs from the rostral-medial knob of the praefrontal to the connective tissue of the articular capsule between the maxilla and the transversum. This rather firm ligament spans the whole rostral-medial knob of the praefrontal. The attachment to the capsule is more or less expanded to the medio-rostral knob of the transversum.

The ligamentum maxillo-praefrontale laterale could not be distinguished from the articular capsule mentioned above.

In *Bitis* both ligaments run and attach in the same way as in *Vipera*; in *Bitis* they are relatively firmer.

### 6. *Ligamentum intermandibulare*

This ligament has roughly a similar appearance in *Crotalus*, *Bitis*, *Trimeresurus* and *Vipera*.

In *Crotalus* it seems to be relatively narrower.

### 7. *Ligamentum orbitale superior*

In *Crotalus* and in *Trimeresurus* this ligament is hardly distinguishable, being more or less incorporated in the skin. Moreover, the distance from the orbital wall is much shorter.

### 8. *Ligamentum praefrontale-frontale*

This ligament, which is found only in pit-vipers, runs from the rostral-medial corner of the ventral surface of the frontal to the

caudo-medial corner of the dorsal surface of the praefrontal. The place of attachment on the frontal is just between the rostral point of the trabecula sphenoida and the foramen olfactorius. The place of attachment to the praefrontal is on the extremely caudo-medial corner of the dorsal side. It occupies partly the caudal ridge, the fibres bend partly over it. The ligament lies close to the nose and caudal to it.

### 9. *Ligamentum quadrato-glandulare*

In *Bitis* this rather firm ligament runs from the quadrate to the lateral surface of the poison-gland. It is attached to the capsule of the joint with the supratemporal, in this way surrounding the caput of the quadrate, which is somewhat broadened. The ligament diverges ventralward, thus surrounding the caudal half of the glandula venenata.

In the other investigated snakes it could not be distinguished.

## E. The glands

### 1. *Glandula venenata*

The poison-gland is equally shaped in all the snakes investigated. The connective tissue bag around the gland and the ligaments attached to this bag are firm structures.

In *Bitis* a firm ligament is attached to the lateral surface of the gland.

In *Crotalus* the attachment of the musculus adductor externus superficialis 1 reaches far rostrally. In the pit-vipers the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus is attached to the gland, whereas in the common viper the musculus adductor mandibulae externus profundus is attached to it.

In all the observed snakes the duct runs in an equal direction; the small rostral gland is present in the same way in all of them.

The inner structure of the gland in all investigated snakes shows a pattern as in *Vipera*. Strong bands of connective tissue run from lateral to medial. In *Crotalus* more interconnecting bands exist between the lateral-medial bands (*cf.* Phisalix, 1922; Fahrenholz, 1937).

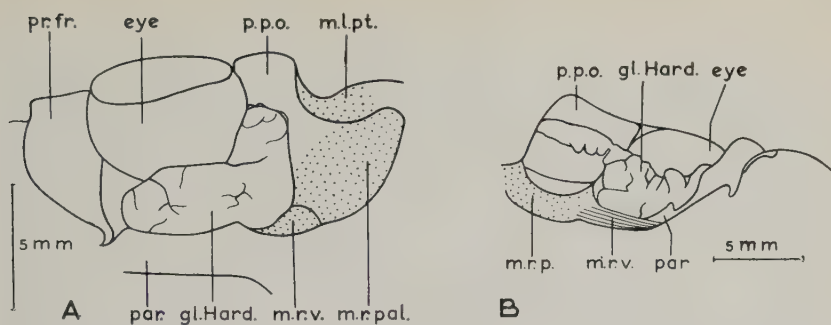


Fig. 21. Ventral view of the glandula Harderiana of *Crotalus atrox* and of *Bitis arietans*. a) *Crotalus atrox*, left gland; b) *Bitis arietans*, right gland. *gl. Hard.*, glandula Harderiana; *m. l. pt.*, musculus levator pterygoidei; *m. r. pal.*, musculus retractor palatini; *m. r. v.*, musculus retractor vomeris; *p. p. o.*, processus postorbitalis; *par.*, parasphenoid; *pr. fr.*, praefrontal

## 2. Glandula Harderiana (Fig. 21)

In the pit-vipers this gland is of a relatively modest size, situated completely in the orbit just medial to the eye and surrounding the eye muscles, the nervus opticus and the medial surface of the eye.

In *Bitis* the gland occupies also a small area caudal to the orbit and medial to the processus postorbitalis.

The inner structure does not differ in the snakes investigated. Only in *Bitis* the size of the cells seems to be smaller, which may be due, however, to the method of preserving.

## 3. Glandula nasalis externa

The position and structure does not differ essentially in the snakes investigated. In *Trimeresurus* the lobes and the cells are a rather big size.

### 1. Glandula labialis superior

In the pit-vipers this gland is shaped in a fashion comparable to that in *Vipera*, except the rostral part, which is but slightly developed in pit-vipers. In the common vipers a high, triangular part occurs between the maxilla and the nose. The inner structure does not differ in the snakes investigated.

A rostral gland consists in a flat part lying under the rostral shield in all snakes investigated.

### 5. *Glandula labialis inferior*

This gland is similarly shaped and structured in all the snakes investigated, including *Vipera*. In *Vipera* ventral to the maxilla the gland is broadened in dorsal-ventral direction lateral to the lower jaw. The inner structure does not differ.

### 6. *Glandula submaxillaris*

In *Crotalus* and in *Bitis* this gland is shaped like in *Vipera*. In *Trimeresurus* the gland could not be found macroscopically. The inner structure of the gland in the vipers does not differ.

### 7. *Glandula sublingualis*

In *Crotalus* this gland is long and more or less oval-shaped. Its outline is more regularly shaped than in *Vipera*.

In *Trimeresurus* this gland is irregularly oblong-shaped. It lies ventrally on the tongue sheath and has a smooth surface.

In *Bitis* the gland is shaped like in *Vipera*. The inner structure does not differ in the snakes investigated.

## F. The pit

The pit (Fig. 3) in the investigated pit-vipers lies partly in the maxilla, partly between the eye and the praefrontal, rostro-ventral to the eye and it is about the same size as the eye. The small room between the eye and the pit is occupied by a dense, branched, tree-shaped mass of nerves. The pit consists of a hole, which is closed partly by a membrane and of which the inner surface is covered by tissue containing many bloodvessels and nerve-endings.

A histological description of pits in related snakes can be found in the papers of Noble and Schmidt (1937) and Block (1950). The bony cavity in which the pit lies is closed for the greater part by connective tissue, only the inner circle of the cover is membranous (see above). This connective tissue is covered by skin, which leaves only a small opening over the membrane. The connective tissue is concentrated in two ligaments, running from the maxilla, to the skin, one covering the caudo-dorsal part and the other the ventral part of the hole. The first ligament is attached to the ventral articular knob of the maxilla, the second attaches to a small rounded process on the ridge of the bony hole and that in the ventro-rostral corner.



### G. The nose

In all the investigated snakes the nose shows a high degree of similarity. The outer form of the nose only differs with regard to the proportion of length and width. In the pit-vipers the nose is slightly longer.

The nostril in *Bitis* lies dorsally, in the other species laterally. The position of the choane is the same in all of them, as well as the bony and cartilagenous cover of the nose. In *Bitis* the dorsal cover by the nasal is less than in the other species.

The shape of the conchae is about the same (Fig. 22), only in *Crotalus* the rostral concha is more compactly built; an S-shaped concha like described by Solger (1876) could not be noticed in my material.

### H. The eye

The form of the eye is similar in all the snakes examined (Fig. 15). The eye-ball is nearly spherical, only very little flattened in lateral-medial direction and it joins the bony orbital edge closely. The eye-muscles are weakly developed, the course and way of attachment are like in *Vipera*.

### I. The brain and the nerves

Owing to lack of material it was impossible to examine the form of the brain.

The course of the nerves is like in *Vipera*. In the bigger species they are relatively less twisted.

### J. The stato-acoustic organ

In general the description of the stato-acoustic organ given by Retzius (1884) can be confirmed. The snakes investigated are nearly alike in this respect.

In *Crotalus* the canales semi-circulares are more curved and the entire depth is less than figured by Retzius. This smaller depth is realized by a position of the sacculus and the lagena between the canales instead of ventral to them.

In *Trimeresurus* a situation occurs comparable to that in *Crotalus*.

In *Bitis* the organ is somewhat deeper than in the pit-vipers, whereas the situation is the same as in *Vipera*.

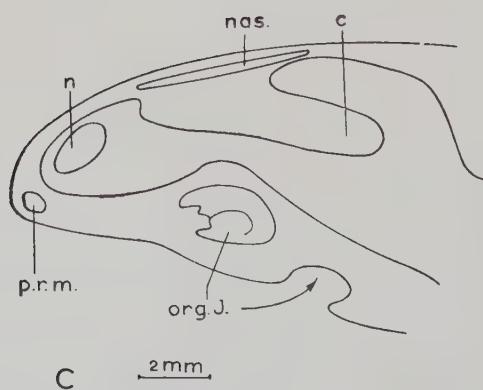
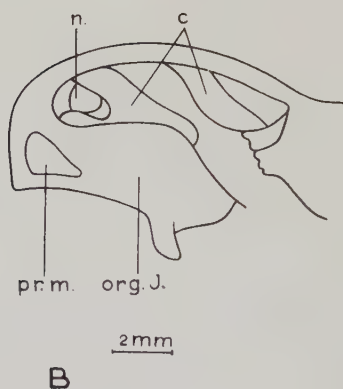
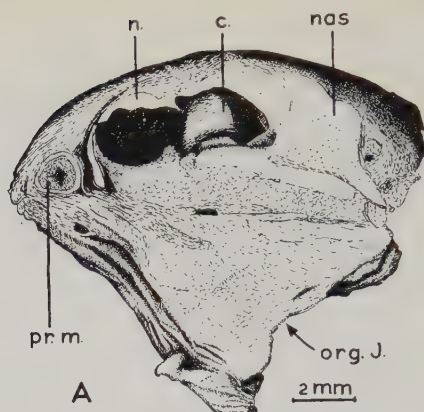


Fig. 22. Medial sections through the olfactory capsules of some snakes. a) *Bitis arietans*, from nature; b) *Crotalus atrox*, diagrammatical drawing; c) *Trimeresurus albolabris*, diagrammatical drawing. c., concha; n., nostril; org. J., organ of Jacobson; pr. m., praemaxilla

In *Crotalus* and *Trimeresurus* three quarters of the columella auris consist of bony tissue, the stapes. The cartilagenous extra-columella occupies about one quarter. The foot, stuck in the fenestra ovalis, is circular in a lateral view; the medial surface is concave.

In *Bitis* the bony and the cartilagenous tissues occupy an equal part of the ossicle of the ear. The bony distal part is slightly curved, the concave surface lies rostrally. The outmost distal part lies against the caudal surface halfway the length of the quadrate. A quite loose connection occurs by means of a loose capsule.

#### K. The tongue and the glottis

In all the examined snakes the tongue as well as the glottis has a similar appearance.

### IV. General consideration

#### A. The general construction of the head of *Crotalus atrox*

In the head of *Crotalus atrox* the same functions as in the head of the common viper, *Vipera berus*, have been realized in structural elements. The size of the structural elements, however, differs considerably, because in animals of different size certain organs are disproportionately developed. The most important factor influencing the whole pattern of the structure is exactly this size-factor. Where the size is concerned, the realization of the function in a structure depends probably, besides on the room available, on the demands made by the function.

The eye is relatively smaller in *Crotalus* than in *Vipera* (Fig. 23). Generally big animals have relatively smaller eyes than smaller animals closely related to them and with a similar visual power (see for literature Van der Klaauw, 1945—1952). The size of the eye is connected with the function and it may be this function, provided it is relatively alike, which requires a certain size of the eye. The most important function of the eye in snakes is watching the prey. The size of the prey is for comparable species, as well as for the same species, roughly proportional to the size of the animal. In case the prey must be seen in the same manner by all comparable species, we may expect that the visual acuity of the eye is proportional to the size of the animal.

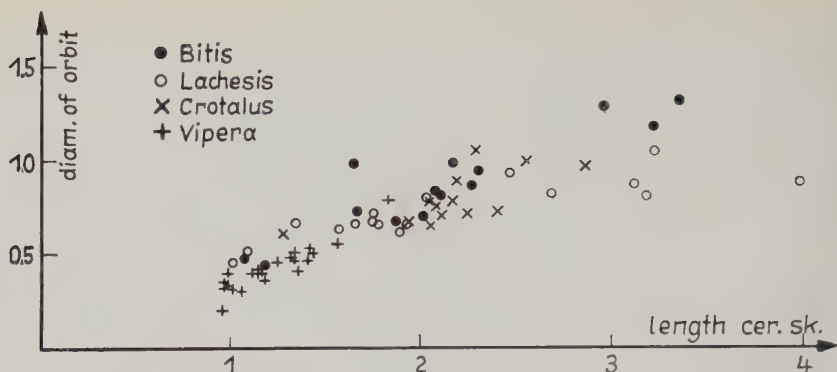


Fig. 23. Diagram of the ratio of the diameter of the orbit and the length of the cerebral skull

For snakes the length of the animal can be taken as its size. The visual acuity depends: 1) on the size of the eye, that means the square of the diameter; 2) on the focus-distance; 3) on the number of visual sensory elements per surface-unit, and 4) on the number of nerve-tracts in the nervus opticus (Von Buddenbrock, 1952). The two last mentioned factors can be equalized for the various snakes investigated. The focus-distance is proportional to the size of the eye.

So if the visual acuity would be proportional to the length of the snake, then the square of the diameter of the eye must be also proportional to the length of the snake. For the diameter of the eye the diameter of the bony orbit is taken in the lateral plane. This is possible because in the various snakes compared the eyes join the bony orbits. To determine the length of the snake the length of the cerebral skull can be taken, to which a correction must be applied according to the data supplied by Klauber (1939) on the relation between the length of the head and the entire length of the snake.

The ratio of the logarithm of the diameter of the orbit and the logarithm of the length of the snake is constant. This ratio is represented by a straight line, making an angle of  $62^{\circ}$ – $64^{\circ}$  with the Y-axis (Fig. 24). Tg  $62^{\circ}$ – $64^{\circ}$  is about 2, so that we can conclude that there is a square connection between the diameter of the eye and the length of the snake, and thus likewise between the visual acuity and the length of the snake. So given a certain function, in this case the seeing, alike in snakes of various sizes, it follows that for the reali-



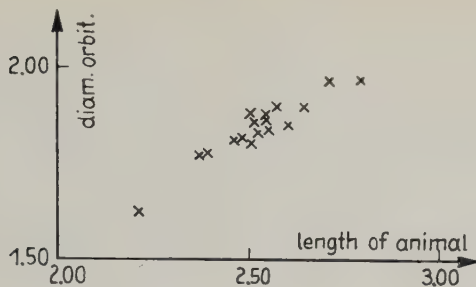


Fig. 24. Diagram of the ratio of the diameter of the orbit and the length of the cerebral skull

zation of the structure for the seeing, the eye, in bigger animals a relatively smaller eye is found.

The length of the lower jaw (Fig. 25) is directly proportional to the length of the head, so that we can conclude that the size of the prey means constructively a certain length of the lower jaw and a certain diameter of the eye. Also if the length of the lower jaw is used as a measure of size we can conclude that in big animals occur relatively smaller eyes.

In big animals we find relatively small brain where the volume is concerned. For the snakes this means that the length of the brain as well as the width and consequently also the cerebral skulls are relatively smaller in big snakes (Klauber, 1939). Because the brain and the eyes are small there exists no or hardly any mutual influence, supposed that the width of the head is determined by other factors and that the position of the eye is quite lateral, which is, concerning the function, a functional requirement.

The width of the head is determined by the expansion of the olfactory capsule and the breadth of the maxilla, just like in *Vipera* (Dullemeijer, 1956). Starting from the functional requirements and the presence of a minimum realization at a special arranging, we can comprehend the position of the olfactory capsule and the maxilla. The olfactory capsule immediately joins the brain. The size of the capsule and the extensiveness of the olfactory epithelium are not to be connected with the function. First the function of smelling is also assigned to the organ of Jacobson, which makes a quantitative determination of the relation impossible. Secondly the olfactory capsule is but partly covered with olfactory epithelium; the greater part is covered with respiratory epithelium (Matthes,

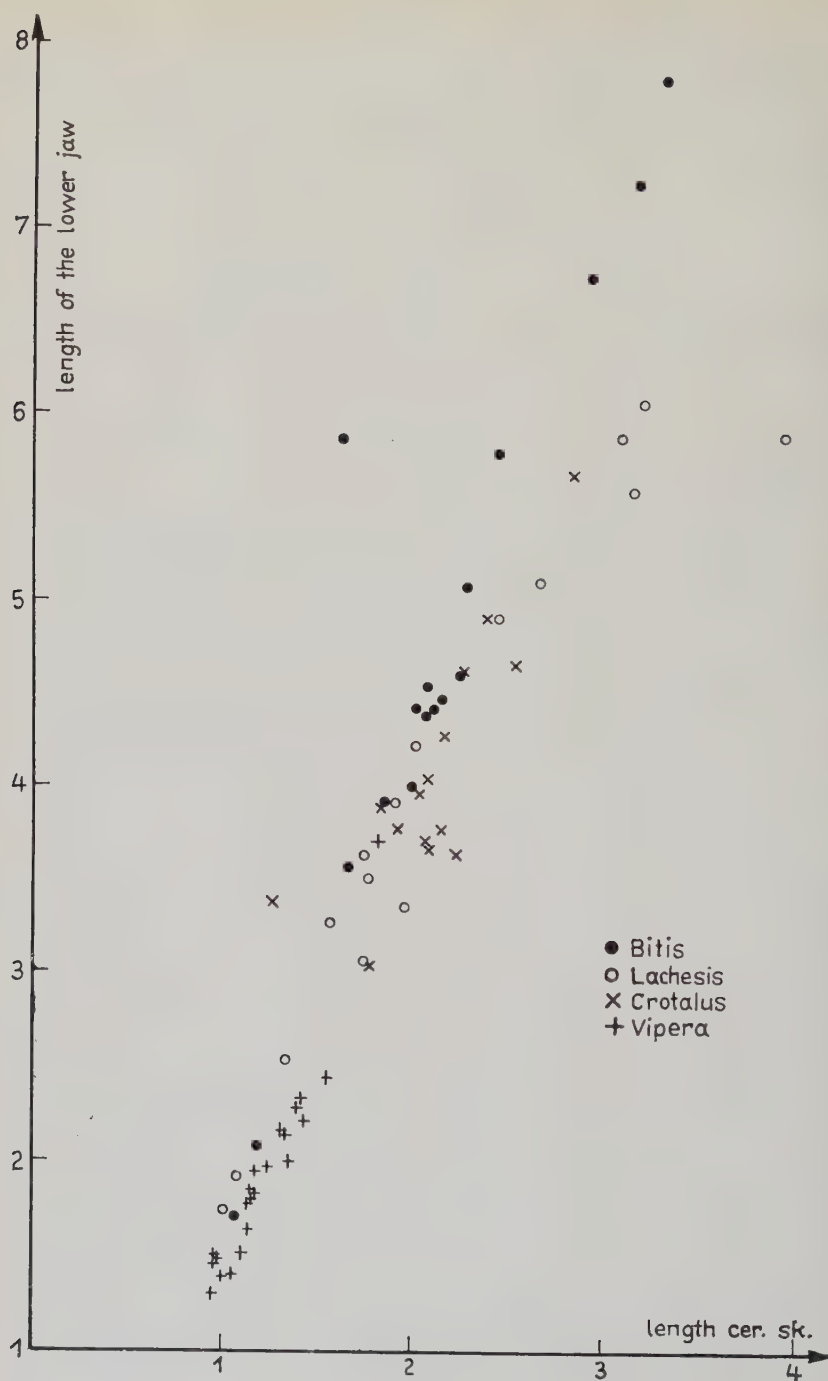


Fig. 25. Diagram of the ratio of the length of the lower jaw and the length of the cerebral skull

1934). Thirdly it can not be seen at once how the conchae must be shaped to be able to perform a certain function.

The particular position of the organ of Jacobson and the olfactory capsule with regard to each other is hard to comprehend as well. The organ of Jacobson lies medio-ventral to the olfactory capsule, but it cannot be determined how far this is connected with the function to be performed by each of them. For the present we shall consider the position and size of the olfactory organs to be given.

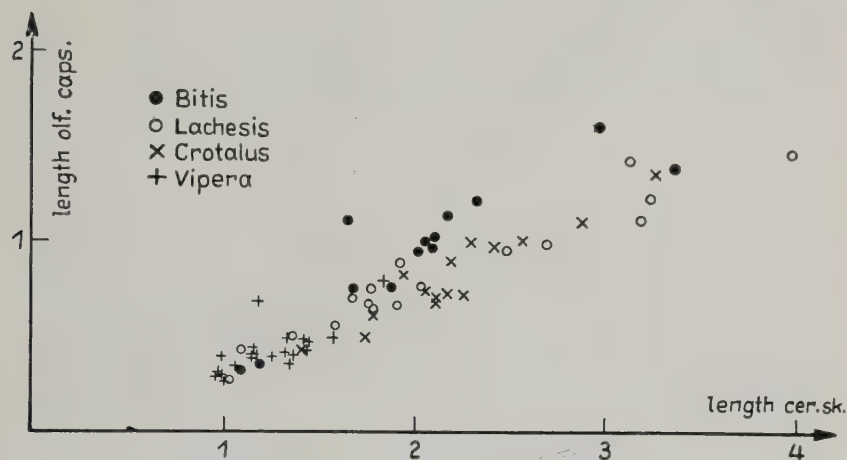


Fig. 26. Diagram of the ratio of the length of the olfactory capsule and the length of the cerebral skull

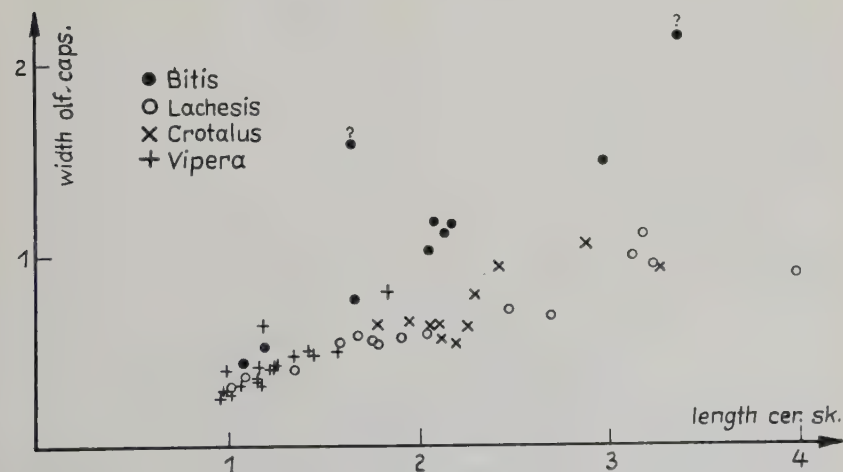


Fig. 27. Diagram of the ratio of the width of the olfactory capsule and the length of the cerebral skull

Of importance is the direct proportion between size of the animal and the width and length of the nose (Fig. 26 and 27). The position of the maxilla can be comprehended by the fact that it bears a poison-fang. A lateral and rostral position as far as possible will be clear in connection with the function of the injection. The consequence, however, of this rostral position is that related to the position of the muscles the maxilla is movably connected and has a firm attachment (Dullemeijer, 1956). Rostrally these constructive requirements are only to be realized by the connection of the maxilla with the cerebral skull between orbit and olfactory capsule, notably, via the praefrontal by means of a moderately broad joint. So, if given the size of the maxilla and the width of the olfactory cavity between the maxillary bones, then follows from this the rostral width of the head. Consequently the position of the eye, being an organ that must lie extremely laterally, is established.

The position of the eye with regard to the cerebral skull can be such that a room is left between both parts, even in very big snakes. Certainly no special influence of the eye on the brain can be observed then, like in *Vipera*. In big snakes with relatively smaller eyes the room between the eyes becomes enlarged too and the ventral surface of the cerebral skull becomes flat, leaving room far rostrally for the attachment of muscles.

Compared to *Vipera* the situation in *Crotalus* is different, because in consequence of this far rostralward movement of the place of attachment of the musculus protractor pterygoidei the length of the upper jaw cannot be determined.

In both venomous snakes the movement of the maxilla determines the length of the muscle, to that effect that the length of the muscle must be at least twice the distance along which the maxilla is moved. In *Vipera* the length of the upper jaw can be considered to be dependent on the length of the muscle and this length corresponds with the size of the prey. As to how far there exists just an inverse relation is not clear. In *Crotalus* this inverse relation is present indeed. The size of the prey is related with the length of the upper jaw, the position of the muscle is of secondary importance. If this relation would also be present in *Vipera*, then a limit would be reached here, to that effect that at a further reduction of the animal a different solution must be found for the erection of the poison-fang; at a further reduction the room for a minimum length of the muscle becomes relatively too small in rostral direction.



The difference in size between both genera has some more consequence for the places of attachment of muscles, to which we shall return later on.

The position of the eye like in *Vipera*, determines the position of the transversum. In resting-position, as well as in the farthest position during the movement the transversum will be ventral to the eye and, if possible, close to it. It is striking that, comparing *Vipera* and *Crotalus*, the joint of the praefrontal with the maxilla in resting-position lies in *Vipera* rostro-ventral to the eye and in *Crotalus* rostro-dorsal to it. That means that when the maxilla erects the joint between maxilla and transversum will move rostro-ventrally in *Vipera*, in *Crotalus*, however, rostro-dorsally (Fig. 28).

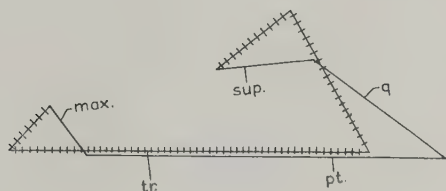


Fig. 28. Diagram of the movement of the jaws in *Crotalus atrox*. l. j., lower jaw; max., maxilla; pt., pterygoid; q., quadrate; sup., supratemporal; tr., transversum. The interrupted line indicates the protracted position; the drawn one shows the position in rest

When determining the farthest position of the jaw, the caudal part of the transversum in *Vipera* lies in the farthest position during the movement dorsal to that part in resting-position; in *Crotalus* a position could be constructed whereby the caudal part of the transversum in the farthest position during the movement lies ventral to that part in resting-position. This last mentioned situation, however, is impossible, because the muscle, when erecting the maxilla, will move the transversum just dorsalwards. Consequently we must suppose that the transversum in resting-position is directed still farther ventrally. From this consideration follows that the position of the transversum in *Vipera* is determined in resting-position, in *Crotalus* in the farthest position during the movement and that in *Crotalus* the caudal part of the pterygoid will but slightly be elevated, because the foremost part of the upper jaw is moved dorsalwards instead of ventralward like in *Vipera*. The position of the

joint between the maxilla and the praefrontal is determined by the "pit".

If given that the "pit" lies in the maxilla, we can conclude that the joint between the transversum and the maxilla must lie ventral to the "pit", in view of the mechanic resistance of the maxilla. That means, however, that when the transversum is quite adjacent to the eye the "pit" must lie rostral to the eye and the joint between the maxilla and the praefrontal rostro-dorsal to the eye.

As claimed above, the length of the upper jaw is related to the size of the prey. The movement of the caudal point of the pterygoid is but small. Consequently, the position of the joint between the pterygoid and the quadrate is determined, in rest as well as in the farthest position during the movement.

The caudal point of the pterygoid is determined, in resting-position as well as in protracted position. The rostral point of the supratemporal is determined by the rostral ridge of the semi-circular canals, which lie against the caudal extent of the telencephalon. Or in other words, the rostral ridge of the semi-circular canals and consequently also the rostral edge of the supratemporal are dependent on the caudal surface of the telencephalon. The eye as well as the brain are relatively big in small snakes, so that it may be expected that in small snakes the distance between the praefrontal and the rostral point of the supratemporal is relatively great (Fig. 29). Consequently the joint between the supratemporal and the neurocranium in small snakes lies relatively far caudally. The length of the jaws is directly proportional to the size of the snake.

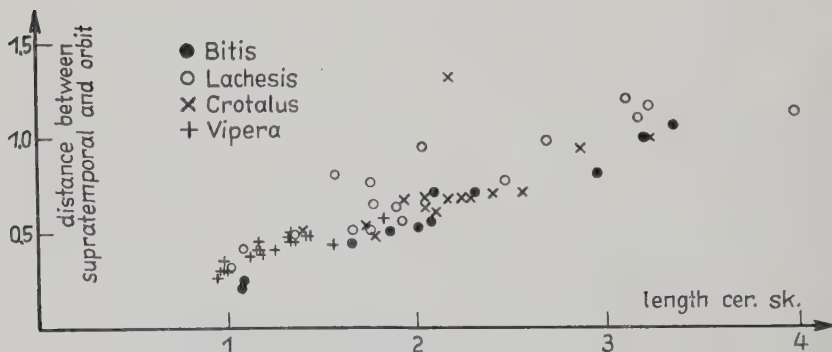


Fig. 29. Diagram of the ratio of the distance orbit-supratemporal and the length of the cerebral skull

Hence it follows that the distance between both joints supratemporal-neurocranium and quadrate-lower jaw is relatively greater in bigger animals. The rostral movement of the joint between the lower jaw and the quadrate will be alike in snakes of different size and only be moderately influenced by the way in which the maxilla is moved. Starting from the constructive requirement that the minimal size of the angle made by supratemporal and quadrate in protracted position is determined by the presence of the surrounding tissues, we can construct a great number of possibilities, whereby supratemporals and quadrates of different sizes are found. Then the size of the supratemporal and the quadrate can be deduced from the following requirements:

1. a quadrate must be present, being as long as possible in view of the lateral movement at swallowing the prey.
2. a supratemporal must be present, being as long as possible in view of a medialward movement as small as possible.
3. also in resting-position a certain angle between supratemporal and quadrate must be present, least a certain size may not be exceeded.
4. the entire length of supratemporal and quadrate together must be minimal.

The quadrate is, within the constructive possibilities, not developed to a maximum length, which is not possible because of the possibility to move in connection with the construction of the joint (see p. 914).

If the quadrate would have the maximum length, then the joints between the quadrate and the supratemporal and between the supratemporal and the neurocranium would all but coincide. The upward movement of the quadrate would become impossible then.

That a long supratemporal is no more present, can be concluded from the fact that with a shorter quadrate only a small lateral movement would be possible.

The angle between the supratemporal and the quadrate in resting-position appears to be inconstant for some genera, though generally an angle of  $150^\circ$  is approximated and certainly not exceeded. The angle, however, is not exactly to be determined, because it depends too much on the condition of the preserved animal. A still greater value of this angle would constructively give serious difficulties

concerning the sockets. The supposition that in *Vipera* the angle of  $60^\circ$  between both elements would be determining for the construction (Dullemeijer, 1956) appears to be incorrect. The angle can be considerably greater. Of more importance, however, is the fact that a limitation of the size of the angle has been imposed by the surrounding tissues. This angle will be pretty much the same in the examined snakes.

The entire length of supratemporal and quadrate together is minimal if this entire length equals the straight distance between the joint on the neurocranium and the joint on the lower jaw. This situation is impossible because the angle between the supratemporal and the quadrate cannot possibly become greater than  $150^\circ$ . If in protracted position the size of the angle is also limited to a certain minimum value then only one ratio of the lengths of quadrate and supratemporal can be constructed, which means an entire minimum length. It is not clear upon which this minimum phenomenon is based, there may be a mutual check during the development of the joint between the supratemporal and the quadrate. Between the given points of the joint supratemporal-neurocranium the rostral and caudal position of the distal joint on the quadrate, the length and the position of the supratemporal and the quadrate can be constructed with given angles.

Assuming the distance from the joint supratemporal-neurocranium to the distal joint on the quadrate in caudal position is  $a$  and the angle between both elements is  $\alpha$ ; in protracted position  $b$  and  $\beta$  respectively. The possibilities of the relation between the elements in resting-position is rendered by  $x^2 + y^2 - 2xy \cos \alpha - a^2 = 0$  (1) in which  $x$  and  $y$  are substituted for the elements quadrate and supratemporal.

For the protracted position holds:

$x^2 + y^2 - 2xy \cos \beta - b^2 = 0$  (2). (1) and (2) are formulas of ellipses. The co-ordinates of the point of intersection of the two ellipses indicate the lengths of the elements. There are four points of intersection, of two of them both values are positive, of which one possibility is important, viz. a short supratemporal and a long quadrate. From these two formulas (1) and (2)  $x$  and  $y$  can be determined if  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $a$  and  $b$  are known. If  $a$  and  $b$  become relatively greater in bigger snakes, then the point of intersection of the two ellipses will have a different value for  $x$  and  $y$ . There is a possibility that the



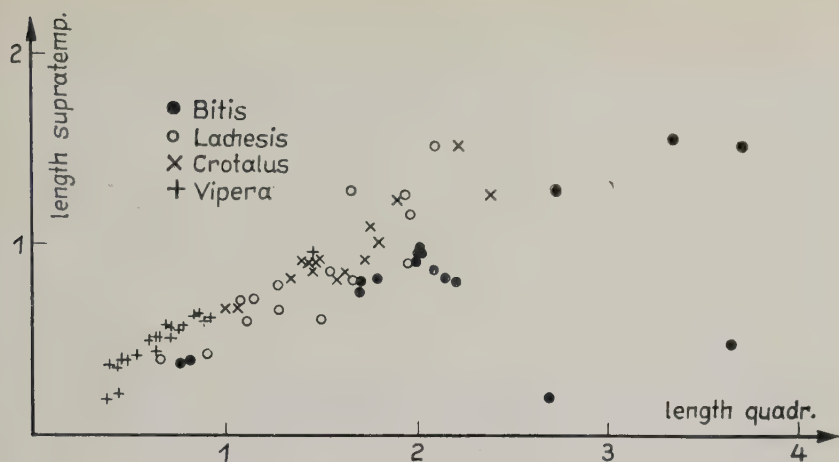


Fig. 30. Diagram of the ratio of the length of the supratemporal and the length of the quadrate

ratio  $x:y$  either stays the same, or increases or decreases. At a rostral removing of the joint supratemporal-neurocranium  $b$  becomes relatively greater than  $a$ . From (1) and (2) can be determined by introducing the pole-co-ordinates  $r$  and  $\varphi$  and after a substitution of  $r$  that:

$$\sin \varphi \cos \varphi = \frac{(b^2 - a^2) \cos \alpha}{2b^2 \cos \alpha - 2a^2 \cos \beta}.$$

If a new position of the elements is given in such a way that  $\frac{b}{a} < \frac{b^1}{a^1}$ , then  $\sin \varphi_1 \cos \varphi_1 < \sin \varphi \cos \varphi$ , thus  $\varphi_1 < \varphi$ , from which follows that  $\text{tg } \varphi_1 < \text{tg } \varphi$ ;  $\text{tg } \varphi_1 = \frac{y^1}{x^1}$ ;  $\text{tg } \varphi = \frac{y}{x}$ .

The new ratio of supratemporal ( $y^1$ ) and quadrate ( $x^1$ ) diminishes, so that in bigger snakes a relatively longer quadrate will be present (table and Fig. 30).

In consequence of this ratio the supratemporal will be directed a little more medio-caudally in resting-position when a relatively long quadrate is present (Fig. 31).

It must be remarked that the values  $a$  and  $b$  can increase if the jaws are relatively long (cf. *Bitis*).

This ratio of quadrate and supratemporal has been used by Anthony (1955) as in characteristic forming a progression. It is clear, however, that this ratio is by no means independent, but has

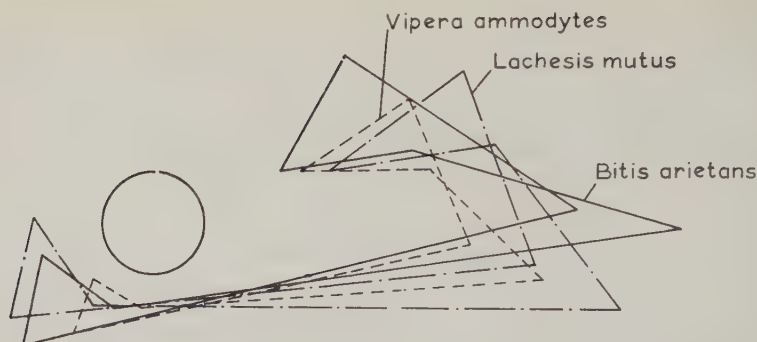


Fig. 31. Diagram of the movement of the jaws in different snakes. The lengths of the different elements are taken from snakes with an equal diameter of the orbit. Further explanation in the text and in fig. 28

been influenced by the constructive qualities of the entire head mentioned above and in particular by the size of the animal.

The position of the joint between the quadrate and the lower jaw with regard to the maxilla is determining for the length of the lower jaw. The curved shape of the lower jaw in all venomous snakes can be considered in harmony with the situation that the poison-fang lies rostrally between the lower and upper jaw. Moreover, the bent shape can be comprehended in a mechanical way (Dullemeijer, 1956).

In the construction discussed above a number of elements fit to move this construction, that is to say the muscles and the organs serving for the killing and helping to take the prey: the glands. A discussion of these elements will be carried on in a following chapter on the details in the shape of the elements.

## B. General construction of the head of *Bitis arietans*

The general construction of the head of *Bitis* is much like that of *Vipera berus*. The most important facts from which the differences can be understood are the size and the swallowing of a relatively big prey.

The difference in size finds expression in, among other things, the influence of the eye on the cerebral skull, which influence is not present any more in *Bitis*. The eye is at a rather great distance from the wall of the cerebral skull. The width of the rostral part is equal to the breadths of the olfactory capsule and the maxilla together.

The olfactory capsule is relatively wide in *Bitis* (Fig. 27). In general the cerebral skull and the head of *Bitis* are wider than those of other Viperidae and the relatively broad olfactory capsule may be related to the width of the cerebral skull. An exact determination of this relation was impossible because of the few species being in condition. The nose in *Bitis* is relatively a little longer than in *Crotalus* and *Vipera* (Fig. 26). More animals need to be measured to decide as to how far the volume of the olfactory capsule will be independent of the breadth.

On account of the few data it may be assumed that the volume of the olfactory capsule is independent of the width of the head caudal to the eye. The length as well as the width of the olfactory capsule is large in *Bitis*, so that the volume is much greater than that of the other snakes investigated. If the volume would be dependent on the width of the head, then a relatively equal or smaller length would follow. Concerning the width of the olfactory capsule no conclusion could be drawn on the dependence on the head caudal to the eye. If there is such a dependence, then it may also hold for the other species.

In *Bitis* the width is greatest, in *Crotalus* somewhat smaller and in *Lachesis* smallest. The length differs only a little; *Bitis* shows a somewhat longer capsule.

The width of the head caudal to the eye is dependent on the volume occupied by the various elements of the mechanism of the

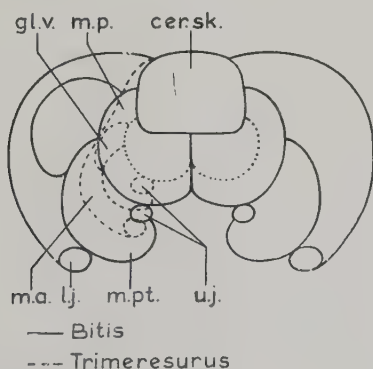


Fig. 32. Diagrammatical transverse section of the head of *Bitis* and of *Trimeresurus* just caudal to the eye. *cer. sk.*, cerebral skull; *gl. v.*, glandula venenata; *l. j.*, lower jaw; *m. a.*, adductor muscles; *m. p.*, protractor muscles; *m. pt.*, pterygoid adductor muscles; *u. j.*, upper jaw

jaws. This volume is mainly determined by the transverse section and the length of the muscles (Fig. 32). Especially important for the width of the head is the transverse section of the muscles running rostro-caudally. The extent of the transverse section is connected with the strength of the muscles.

The muscles in *Bitis* are highly developed and have a large transverse section, which is connected with the relatively big prey to be swallowed. This relatively big prey means for the jaws an increase as well, in other words, in consequence of the killing and swallowing a relatively big prey big, that means long, jaws with tall teeth and a wide head are present.

So comparing *Vipera*, *Bitis*, *Crotalus* and *Trimeresurus* on base of a similar surface of a transverse section on a homologous spot, we find that *Bitis* has relatively quite big jaws and strong muscles. *Vipera* and *Crotalus* are relatively about similarly developed and *Trimeresurus* has relatively small jaws and less strong muscles.

Consequently in *Bitis* the room occupied by the muscles in transverse section is larger than in the other genera and in *Trimeresurus* this room is relatively smaller. This holds especially for the muscoli protractores and musculus levator and for the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus. The muscles first mentioned occupy a room between the cerebral skull and the upper jaw, which means that the lower jaw comes at a relatively greater distance from the cerebral skull (Fig. 32). The consequence is that, concerning the direction of the muscle fibres, the musculus levator in *Bitis* runs more dorsally, whereas in *Trimeresurus* it runs nearly rostrally. A similar situation holds for the musculus pterygoideus, which effects in *Bitis* a great distance between the lower and upper jaw. This is so great an area that there is a considerable distance between the distal part of the pterygoid and the quadrate, bridged by a ligament. In this case too the muscle fibres in *Bitis* are directed more dorsalwards than in the other genera, in a less degree, however, because the musculus pterygoideus contains a great number of aponeuroses. Consequently the lower jaw lies far latero-ventrally. In this situation the dorsal attachment of the musculus levator and the musculus adductor mandibulae externus must occur far medio-dorsally. Apart from the unfavourable direction of the muscle fibres following from this, a large place of attachment will be necessary in connection with the size of the muscles, which is realized in



the lateral extension of the roof of the cerebral skull and in the wings of the parasphenoid.

The greatest width of the cerebral skull is formed by the area close to the eye and caudal to it. In this area are found the musculus levator pterygoidei as well as the glandula venenata and the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus.

Rostral to this area the width could be determined only by the breadth of the eye and the width of the cerebral capsule. There is, however, a considerable distance between the eye and the cerebral capsule. This situation is understandable in case it is assumed that the outer circumference is determined by the connecting line of the outmost lateral point dorsal to the eye with the outmost lateral point of the olfactory capsule. This means relatively that in *Bitis* this line is directed from caudo-lateral to rostro-medial. In *Crotalus* and *Vipera* this line runs more rostrally, whereas in *Trimeresurus* it runs roughly, from caudal to rostral. The lateral wall of the orbit lies also in these directions.

The length of the jaws and the development of the teeth is directly related with the size and the kind of prey. *Bitis* generally feeds on relatively big mammals, *Trimeresurus* is an omni-carnivore, whereas *Vipera* catches small mammals or reptiles (Ditmars, 1912). *Bitis* has a relatively big poison-fang and consequently a firm maxilla.

The construction of the jaws can be deduced in a way analogous to that in *Vipera*. The ratio supratemporal-quadrate is explicable in the same way as in *Crotalus*. This means that the ratio supratemporal-quadrate diminishes by a relatively longer quadrate.

#### C. The general construction of the head of *Trimeresurus albolabris*

After the general discussions on the heads of *Vipera berus*, *Bitis arietans* and *Crotalus atrox* it is hardly necessary to add something about the head of *Trimeresurus albolabris*. This pit-viper resembles very much the rattlesnake. The difference is in the kind of food. *Trimeresurus* generally feeds on small cold-blooded animals. Like with most tree-snakes (*Trimeresurus*, *Lachesis*, *Atheris*) the prey is kept until it dies by the effect of the venom. After that it is swallowed. The consequence of this for the mechanism of the jaws is a firm big poison-fang, but a relatively small size of the jaws and

of the muscles serving for the swallowing. On account of this poor development of the muscles the head is not very wide, while the position of the jaws in resting-position is far dorsal and adjacent to the cerebral skull. Consequently the direction of the muscles differs a little from that in *Crotalus* and a good deal from that in *Bitis*.

D. The general construction of the heads of *Vipera aspis*,  
*Vipera ammodytes* and *Vipera ursinii*

These three vipers do not differ in their general construction and in most details from *Vipera berus*. The size differs a little bit. *Vipera ursinii* is the smallest, then follows *Vipera berus*, *Vipera aspis* and the biggest is *Vipera ammodytes*. The difference is, however, too small to influence the construction remarkably.

E. The details in the structure of the elements in  
different snakes

1. *The muscles*

The size of the muscles depends on the transverse section and on the length. The transverse section is largest in *Bitis*, which must have strong muscles for swallowing a relatively big prey. In *Crotalus* the transverse section is not so large, in *Vipera* and *Trimeresurus* it is smallest. The length is also greatest in *Bitis*, but the differences are not so great as of the transverse sections.

The function of the muscles is also hard to determine in these Viperidae.

The musculus depressor mandibulae has a similar function in all of them. In the big genera this muscle is highly developed, especially in *Bitis*. Because of the slight influence on the quadrate – the power is exerted nearly parallel to the quadrate – this is proportionately developed in the various genera. In big animals the transverse section of the muscle is relatively large, the bony element stays the same, so that a relative increase of the area of attachment is necessary, which is found on the fascia of the musculus adductor mandibulae externus profundus.

The same phenomenon applies to the place of attachment on the lower jaw. It is impossible, however, that the extension lies here on the fascia of a muscle. In the bigger genera the processus articularis of the lower jaw is far extended (Fig. 18 and 19).

Just like in *Vipera* the muscle can be divided into two parts, with the exception of *Trimeresurus*, where the lack of a caudal bundle can only be comprehended from the circumstance that in the small area in the median no room is left for an attachment. The extension for the place of attachment is found in an enlargement of the dorsal part of the quadrate, so that the caudal part of the muscle is not to be distinguished from the rostral part.

The muscles moving the upper jaw differ only in size and direction. The structure is alike, viz. quite simple muscles (Dullemeyer, 1953) consisting of parallel fibres. The development is connected with the kind of prey. The largest transverse section is found in successively: *Bitis*, *Crotalus*, *Trimeresurus* and *Vipera*. The muscles in *Vipera*, however, have a relatively larger transverse section than in *Trimeresurus*. This large transverse section means that a great area is occupied, so that the position of the jaws is farther ventrolateral to the cerebral skull. Consequently the direction of the fibres in *Bitis* differs from that in *Trimeresurus*, in *Bitis* this direction is more dorsalward. In *Crotalus* and *Vipera* an intermediate position is found. A limitation of the room for these muscles is formed by the position of the eye and by the room ventrally between both orbits.

The position of the eye determines the rostral limit of the place of attachment of the musculus levator pterygoidei. The lateral and caudal limit depends on the transverse section of the muscle. If this transverse section is very large, like in *Bitis* and, though less, in *Crotalus*, then the area of attachment is expanded by an enlargement of the basal part of the processus postorbitalis. The muscle is attached to the ventral part of this enlargement (Fig. 1 and 7). It is this enlargement which gives *Bitis* and the bigger species of *Crotalus* the wide cerebral skull. The place of attachment on the upper jaw is also enlarged in *Bitis*, mainly in caudal and rostral direction.

The room between the orbits serves as a place of attachment for the musculus protractor pterygoidei. This room is dependent on the distance between the eyes. In tropidobasic skulls this room will be small, in platybasic ones large. Small snakes have relatively big eyes, so that the room between the eyes is small. The place of attachment of the musculus protractor pterygoidei is limited in rostral and lateral direction. The muscle with a much smaller transverse section in small snakes, however, requires only a relatively small room, so that in small snakes some room may be left between the caudal parts of the places of attachment. Besides, on both sides the

cerebral skull in small snakes is relatively wide, which enlarges the room for attachment especially in the caudal part.

So a remarkable adaptation of the various parts is present here. The small room between the eyes in small snakes is compensated by the big room caudal to the orbit. Consequently the shorter muscle in smaller snakes has a place of attachment lying more caudally and thus a shorter distance needs to be bridged.

In big animals the room between the eyes is big and the room caudal to the eyes is relatively small. The area of attachment of the relatively very long and big muscle is between the eyes. In *Bitis* and *Crotalus*, however, this area is still more enlarged by a lateral wing ventral to the eye and a medial crest respectively. The possibility to extend on the medial crest is not so great as on the lateral wing. It is not clear on which this difference is based in functional respect.

From these facts the conclusion can be drawn that the position of the musculus protractor pterygoidei is determined by the position of the eye, but that the extent of the area of attachment depends directly on the transverse section of the muscle. The development of the lateral wing or the presence of a free area in the median depends on the proportion of the room available between and just rostral to the eyes to the room required for the attachment of the muscle. An analogous situation is found in the area of attachment of the musculus levator pterygoidei close to the eyes and caudal to them. The room available in the direction of the median depends on the width of the cerebral skull. However, the extent of the area of attachment, the lateral extension included, depends on the transverse section of the muscle.

In this discussion we have started from the fact that the muscle is only musculously attached. The absence of aponeuroses can be comprehended from the relation between lifting force and the presence of aponeuroses (Luciani, 1901; Dullemeijer, 1952). In general aponeuroses highly diminish the lift. This would mean for the examined snakes that the distance between cerebral skull and upper jaw had to be much greater. For the musculus protractor it would involve a lengthening of the upper jaw, for the musculus levator a ventral displacement. Both situations are not likely to be realized, owing to the far caudalward position of the joint of the lower jaw and the confined dorso-ventral space.



The musculus protractor quadrati shows no great differences in the different snakes. The function is the same in all the snakes observed so far. The muscle is, concerning the size and direction, adapted to the slight movement of the quadrate.

The closing of the mouth occurs by means of similar muscles in all Viperidae. Because only the forces exercised by the various muscles differ in the different snakes, only the sizes and the structures show some differences, not the positions.

The musculus retractor quadrati is an almost equal absolute size in all the examined snakes, nor does the structure differ. Probably this muscle has a more important function in the peristaltic movement of the pharynx than in moving the quadrate. The ventral attachment points to this; on account of this other function the equal size in all the examined snakes is to be expected. The big size of the muscle in the Dasypeltidae (Gans, 1952) can be explained then by the typical function in the swallowing of the egg. In *Trimeresurus* the caudal, pharyngeal attachment is also an indication to a function in the peristaltic movement.

The musculus cervico-mandibularis also is an almost equal size in the snakes examined. Dependent on the size of the knobs on the quadrate and the lower jaw it is either attached to the quadrate, like in *Vipera*, or to the lower jaw in the other general. In big snakes the condyle of the quadrate is smaller than that of the lower jaw, so that the lower jaw projects laterally.

Concerning the musculus retractor palatini no comments need to be made, the situation is similar to that in *Vipera*.

As for the cerebral adductor muscles, a relation with the function exists, just like in *Vipera*. In *Bitis* and *Crotalus* the muscles are well developed. The most important muscles for closing the mouth are the musculus adductor mandibulae externus superficialis 2, the musculus adductor mandibulae externus medialis, the musculus adductor mandibulae externus profundus and the musculus adductor mandibulae posterior.

The first mentioned muscle performs an important function in the excreting of the venom, so that it is doubtful whether the adductor-function is so great. In *Bitis* this adductor-function can be important, however, because the poison-gland hangs very solidly and tightly on the joint between the supratemporal and the quadrate by means of two ligaments, between which the muscle runs. Though

in the other genera this tight hanging does not occur, here too a certain adductor-function of this muscle may occur. In *Bitis* the muscle is best developed, in *Crotalus* and *Trimeresurus* less, in *Vipera* least.

Also the other muscles are bigger in *Bitis* than in the other genera. In *Crotalus* the muscles are relatively bigger than in *Vipera*, only the musculus adductor mandibulae externus medialis is rather small. It is hard to give an explanation for these petty differences in the sizes of the muscles.

In general the musculus adductor mandibulae externus superficialis 1 and the musculus adductor mandibulae internus pseudo-temporalis are, compared to those in *Vipera*, very small. The function of these muscles is drawing back the soft parts in the corner of the mouth. There can be some adductor-function via this connective-tissue, but this is difficult to observe. Since the soft parts will not differ very much in resistance and weight, it is comprehensible that the muscles just mentioned are of a size in all the examined genera, that is to say relatively small in bigger snakes.

In *Bitis* and *Crotalus* the musculus adductor mandibulae posterior is relatively small, the musculus adductor mandibulae externus profundus on the contrary big. It is quite possible, however, that the demarcation of these muscles is not formed by the extension of the lower jaw, in which case the two muscles may relatively be of a size.

A remarkable difference between the vipers and the pit-vipers is found in the muscles serving for emptying the poison-gland. In *Vipera* and *Bitis* a part of the musculus adductor mandibulae externus profundus functions as an antagonist of the musculus adductor mandibulae externus superficialis 2. In the pit-vipers this antagonist-function is performed by the part of the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus that runs rostrally. Both systems are based on a compressing of the poison-gland in the lateral plane, in the second case, however, there is also a rostral-caudal-ward shifting of the dorsal and ventral surface of the poison-gland.

It is not clear which constructive factors influence the realization of one system in the vipers and of the other in the pit-vipers.

The musculus adductor mandibulae internus pterygoideus is of different size in the snakes examined. Where the relative size of this muscle is concerned, the following sequence can be made of the examined snakes: *Bitis*, *Crotalus*, *Trimeresurus* and *Vipera*. In the

pit-vipers, however, the muscle is more distinctly divided into three or four bundles, which is due to the attachment of one part to the poison-gland. In *Bitis* the big size of this muscle is quite conformable to the increase of the muscles in view of the swallowing of a relatively enormous prey. The musculus adductor mandibulae internus pterygoideus plays a prominent part here, because the poison-fang is also used for swallowing the prey. The same applies in a less degree to *Crotalus*, whereas *Trimeresurus* is, concerning the injection-act and the swallowing, nearly entirely dependent on the poison-fang. The different sizes of these muscles involve areas of attachment of different size.

In *Bitis* the first bundle, attached to the transversum, occupies the dorsal and rostral surface of the transversum, the second bundle is attached to the edge over a rather long distance by means of an aponeurosis. Moreover, the area of attachment is highly enlarged by the laterally expanded extension.

In *Crotalus* only the ventral surface of the transversum is occupied, the attachment is musculous. The second bundle is aponeurotically attached to the knob.

In *Trimeresurus* the area of attachment lies only ventrally and is somewhat smaller than in *Crotalus*. An aponeurotic attachment to the transversum does not occur. A big part of the muscle, however, is aponeurotically attached to the maxilla. This special attachment can be comprehended from the fact that *Trimeresurus* generally fixes the prey during the time the poison is working, like many other tree-snakes do (*cf. Atheris*), so that a connection of the muscle with the maxilla is necessarily firmer than that by means of the joint.

In *Vipera* there is only present an attachment to the knob of the transversum by means of a long aponeurosis (Dullemeijer, 1956). In the examined Viperidae the part of the muscle attaching to the aponeurosis could be understood as being a second part of the muscle. It follows from this that in *Vipera* the first part is not, or hardly, present. So the two parts described at this muscle (Dullemeijer, 1956) are to be understood as being one bundle, like in the other Viperidae.

The third bundle is attached to the poison-gland in the pit-vipers. The aponeurosis can be considered a connective tissue branch of the muscle, so that when contracting the place of attachment on the poison-gland is fixed in both directions. In the common vipers this

attachment does not occur. The different way of fixing the poison-gland in these vipers is not to be derived from the general constructive pattern. The correlation is not clear as yet.

The fourth bundle, the accessorius, shows no differences in the various snakes examined. About the function no certainty could be obtained.

The cervical muscles of all snakes examined have a similar function. Not only do they exercise a function in crawling and during the strike, but also in the swallowing mechanism, like in *Vipera* (Dullemeijer, 1956). The size and the place of attachment will not show a great diversity in the different snakes. In *Trimeresurus*, however, the cervical muscles play a less important rôle in the swallowing act, so that a relatively small size may be observed.

In *Bitis* three muscles are relatively strong. The small differentiation of the muscles in many parts in this genus is difficult to consider in relation to this function.

The ventral cervical muscles mainly serve for the injection of the fang. In this respect it is comprehensive that the greatest size of these muscles occurs in *Bitis*. Compared to the size of other muscles, however, the other species do not differ so much. Related with the big size of these muscles is the shape and size of the processus sphenoides, to which the muscoli recti capites ventrales are attached.

A strict relation between the function and the shape could not be given by lack of knowledge of the function.

## 2. The bones

The form of the bony elements is much the same in the various *Viperidae*. In general it can be comprehended in the same way by the requirements of the mechanic and spatial factors. The relation between the position and the function of a certain element has already been described in the chapter on the general construction. In this chapter the bony elements will be considered so far as the details in the structure are concerned. For an explanation of the form, mainly based mechanically, we shall start from the position of the element in the type of construction.

The forces working on it are relatively determined by the size of the attaching muscles, supposing these work maximally and



taking into account in which phase the muscle is working. The element is calculated for every extreme position during the movement. Moreover, it is assumed that for bony elements the laws of the normal cases of elasticity are in force and consequently the formulas for calculating the resistances against strain from the applied mechanics may be used.

The maxilla in *Vipera* and in *Bitis* is equally built. Compared to *Vipera*, *Bitis* has a slightly wider socket for the poison-fang and broader condylar surfaces, if the breadth of the maxilla is compared to the length of the bony part. The breadth of the maxilla in rostral-caudal direction is all over the length relatively equal to that in *Vipera*. The wider socket gives the impression that the maxilla is bigger on a level with the socket of the poison-fang and the condylar surface. The distance between the joints on the maxilla is proportional to the length of the skull (Fig. 33).

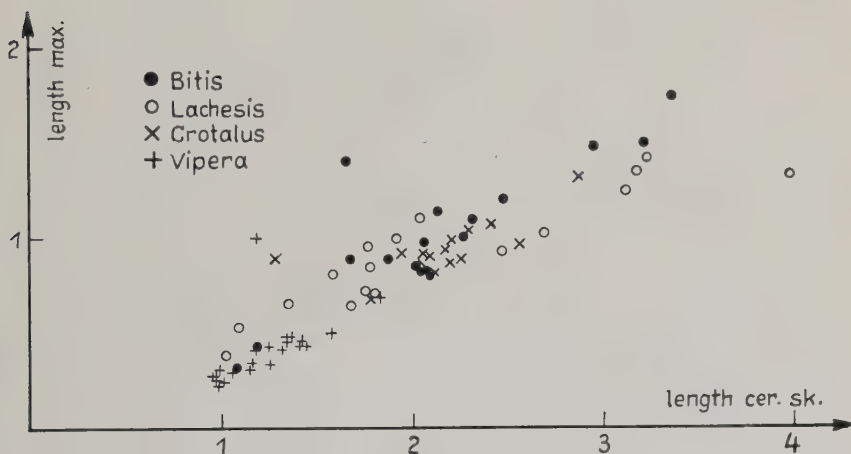


Fig. 33. Diagram of the ratio of the distance between the articulations on the maxilla and the length of the cerebral skull

In the same way as in *Vipera* a number of functions have been realized in the maxilla. The conduction of the pressure on each poison-fang occurs like in *Vipera*: for each poison-fang a bony oblique cylinder (*cf.* Dullemeijer, 1956, Fig. 40) is present. The axes of these cylinders, however, make in *Bitis* a greater angle with each other than in *Vipera*, because the fangs are rather bigger and slightly more obliquely planted. Consequently the form can be

explained from the influence of the strain and of the poison-fangs, concerning their places as well as their pressures transmitted (Dullemeijer, 1956). The influence of the other components, like ligaments, bloodvessels and nerves is in *Bitis* the same as in *Vipera*, which means relatively small.

The great force appearing at driving in the poison-fang and at swallowing the prey tries to turn the maxilla rostralward. This movement is checked by a bony process dorsal to the joint. In *Vipera* this process is rather small, in *Bitis* on the contrary, a solid triangular process is present (Fig. 34), which touches the dorsal surface of the transversum.

The maxillary bones in *Crotalus* and *Trimeresurus* differ highly from those in *Vipera* and *Bitis*. Between them they are much the same, only the maxilla in *Crotalus* is somewhat bigger than that in *Trimeresurus*.

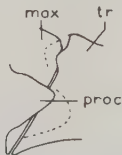


Fig. 34. Diagrammatical drawing of the upper side of the maxilla-transversum joint in *Bitis arietans*. max., maxilla; proc., articular process; tr., transversum

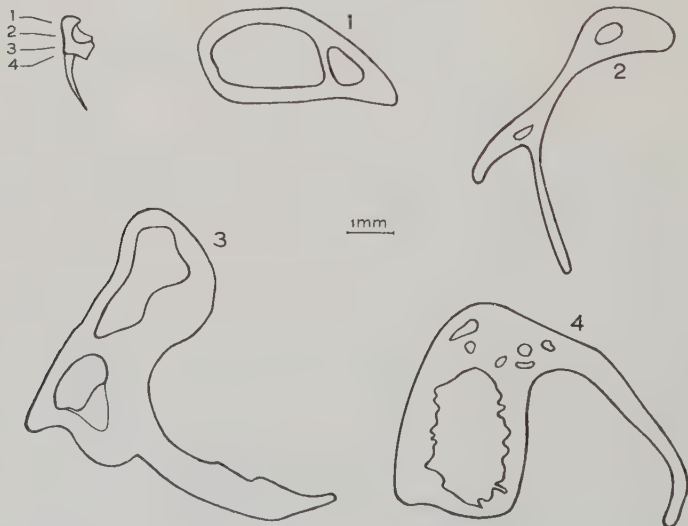


Fig. 35. Sections through the left maxilla of *Crotalus atrox*, seen from ventral

It is the presence of the "pit" which exerts a great influence on the form of the maxilla in the two last mentioned genera (Fig. 35, 36 and 37).

The influence of the "pit" is mainly a matter of room occupied, and partly of form. This form is nearly spherical; the bony tissue joins the "pit" on three sides: the medial, the rostral and the caudal side. The function of the "pit" is, according to Noble and Schmidt (1937) and Bullock and Cowles (1952), the observing of air-

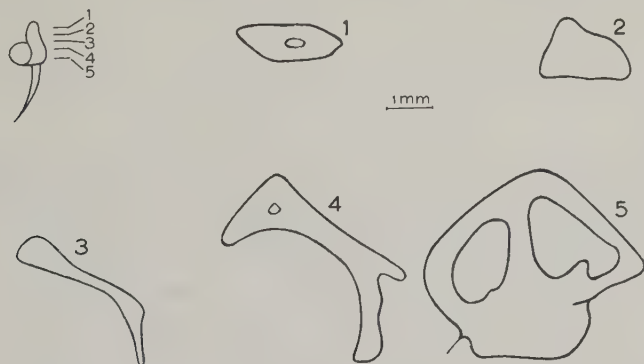


Fig. 36. Sections through the right maxilla of *Trimeresurus albolabris*, seen from ventral

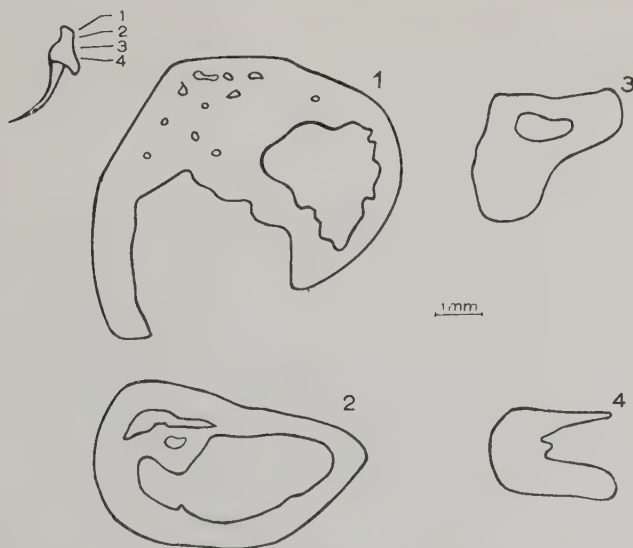


Fig. 37. Sections through the left maxilla of *Bitis arietans*, seen from dorsal

currents of another temperature than the general temperature of the air.

The cavity, braced by a membrane and lying laterally in the maxilla, is exceedingly suited to observe air-currents. Small variations in atmospheric pressure are transmitted to the air in the cavity, into the bottom of which some nerves run. Mechanically the "pit" does not have any influence at all on the maxilla.

In consequence of its presence the forces working on the maxilla must be conducted via another route than the area in which the "pit" lies.

The room occupied by the "pit" breaks the lateral and the middle bony plate, which serves for the flexion- and compression-resistance.

Consequently the flexion must be resisted by the medial plate, orientated in a more rostro-caudal direction and by a thickened rostral ridge. The surface of this medial plate is larger than in *Vipera* and *Bitis*. The greatest extension lies on the spot where the greatest flexion occurs, viz. close to the joint with the transversum and rostral to it. Owing to this the rostral as well as the caudal boundary line becomes triangular, so that the maxilla is more or less diamond-shaped from a lateral view. Because the rostral ridge is thickened, not only a rather considerable flexion can be resisted, but also the compression superposed on it. This compression highly influences the rostral part, for here the compression of the flexion and the compression itself work cumulating. In the caudal part the tension of the flexion and the compression will at least partly neutralize each other. From these facts the thickened rostral ridge of the maxilla can easily be explained.

The all-sided pressure of the poison-fang on its place of attachment can be divided caudo-ventral to the "pit" by a more ventral position of the lateral fang with regard to the medial one. Consequently the adding of the "pit" means a considerable change in the construction of the maxilla compared to that in *Vipera* and *Bitis*. First the fangs are supported by plate-shaped extensions on the lateral, rostral, medial and dorsal side. The dorsal plate forms the delimitation between fangs and "pit". The acrodont implantation of the fangs becomes here nearly pleurodont.

On the rostro-ventral and the ventro-caudal bony ridge of the "pit"-cavity two little knobs are found, serving for the attachment of two firm ligaments supporting the lateral ridge of the "pit".



The bloodvessels and nerves of the "pit" enter through the medial, rostrally-caudally directed plate. This local interruption is compensated by a partial shifting of parts of the plate nearly opposite to each other at the place of the interruption, so that they form two parallel plates between which the opening lies.

In consequence of the presence of a ligament a small knob is found on the rostral ridge of the maxilla.

Because of the general change of the construction there is also a change of movement of the maxilla and consequently a change of structure of the joints. The surfaces of the joints are more complicatedly shaped than in *Vipera*. This complicated shape can be comprehended by the mechanic requirements of the strong forces working in the joints. The joint with the praefrontal serves for the turning of the maxilla as well as for the transmission of the strain from the maxilla to the praefrontal. The nearly round, shallow cavity on the lateral side can be considered the joint, the medial flat extension a strengthening for transmitting the strain. This flat extension only comes into intensive contact with the praefrontal during the erected position of the maxilla.

The shape of the joint with the transversum differs very much from that in *Vipera*. In *Vipera* a straight crest is present on the maxilla, the transversum forms the articular knob. In *Crotalus* the extremely medial part of the joint on the maxilla is a cavity, the remaining part is an oblong articular knob. This remarkable situation is due to the presence of the "pit". The "pit" is not only confined to the cavity in the maxilla, but continues in the cavity ventral to the praefrontal, between the maxilla and the eye. This means for the structure of the maxilla in *Crotalus*, compared to that in *Vipera*, that the caudal wall is broken, so that no crests could be formed dorsal and ventral to the oblong basin-shaped articular surface. Consequently the necessary resistance to prevent a dislocating can only be made by structures on the transversum. The transversum, however, is quite unfit to form an articular cavity with dorsal and ventral crests, because such crests would prevent a moving in the sagittal plane. A solution for this problem is found in a medial and lateral strengthening. Owing to this a lateral dislocation is prevented as well as a dorsal one, because a medial strengthening fits in a cavity of the maxilla. This cavity lies medial to the cavity of the "pit".

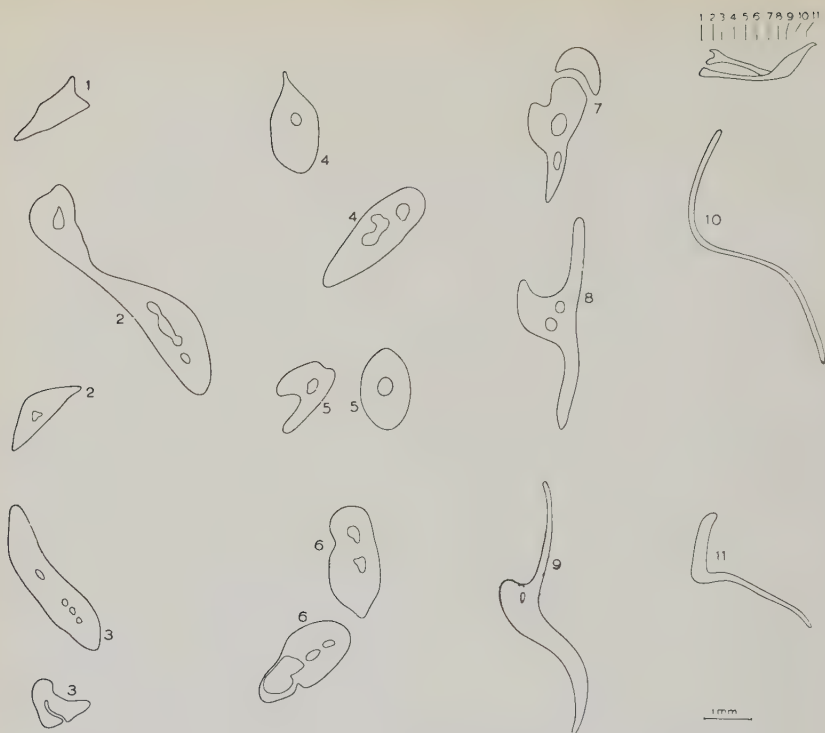


Fig. 38. Sections through the right upper jaw of *Crotalus atrox*, seen from caudal

The distance between both joints on the maxilla is relatively somewhat longer than in *Vipera* (see table), which is also connected with the room occupied by the "pit". So if the room occupied by the pit is given, as well as the form and the position of the joints, then the maxilla can be constructed.

In all the snakes examined the transversum has a similar function in an analogous construction (Fig. 38, 39 and 40). There is not much difference in form, some details can be comprehended in relation to the special position of the transversum and the attachment of the muscles.

The hinge-joint in pit-vipers has the cavity in the transversum, in contradistinction to the hinge in common vipers, where the cavity lies in the maxilla. Constructively this is to be comprehended as follows. The "pit" in the maxilla of pit-vipers has the consequence that there is no caudal bony plate, but only a thin ridge,

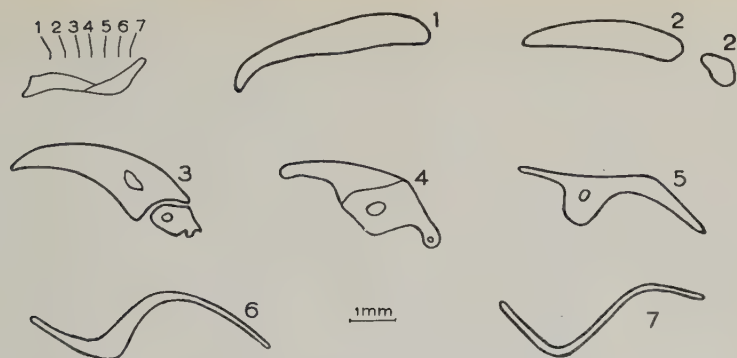


Fig. 39. Sections through the right upper jaw of *Trimeresurus albolabris*, seen from caudal

the caudal ridge of the horizontal plate on which the fangs are found.

It follows from this that the caudal side of the maxilla can impossibly bear a cavity, but only a ridge on which the hinge-shaped knob. The cavity is formed in the transversum. This inverse situation means a considerable thickening of the transversum and a much more complicated structure of the joint.

In the common viper the movement in the horizontal plane is checked by the length of the hinge and by the ridges of the cavity in the maxilla. In the pit-vipers these ridges are formed on the transversum, which means that the transversum is rostrally relatively rather higher than in the common viper.

The transversum in the pit-vipers is straighter as a rule. In the common viper a torsion round the longitudinal axis is found. This can be explained by the various positions of the joint.

Compared to *Vipera* the transversum of *Crotalus* is equally shaped. The proportion of length and breadth is the same, with the exception of the rostral part bearing the articular surface, which part is somewhat broader in *Crotalus*.

The relatively similar breadths of the transversa in the different Viperidae follow from the fact that in this direction the transversa are adapted to the flexion-resistance. The force of the muscles increases by the square of a linear measure (which may represent the size of the animal), viz. the surface of the physiological transverse section of the muscle. The flexion-resistance also increases by the



Fig. 40. Sections through the right upper jaw of *Bitis arietans*, seen from caudal

square of such a linear measure, so that the breadth (which is the direction in which the flexion is the most important mechanic factor) will be proportional to the length. The direction, however, in which the breadth must be measured is different in the pit-vipers and the common vipers. The direction of the greatest breadth is adapted to the direction of the muscle-force and the type of construction. The direction of the muscle-force depends on the structure and the course of the muscle. The structure of the muscles is little complicated, the musculus protractor pterygoidei and the musculus levator pterygoidei are both entirely simple, the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus contains some aponeuroses. The direction of the force of this last mentioned muscle, however, can be counted to be from the lateral process on the transversum to just ventral to the joint of the lower jaw. The course of each muscle depends on the position of the two places of attachment. This course differs very much in the different examined Viperidae. The distance between the upper jaw and the cerebral skull in ventral as well as in lateral direction is considerably different. This distance is dependent on the transverse section of the muscle, which is connected with the way of taking the food and the kind of prey. The distance from the upper jaw to the cerebral skull and from the lower jaw to the upper jaw is relatively small in *Trimeresurus*, relatively great in *Bitis* (Fig. 32). The great distance



between the upper jaw and the cerebral skull in *Bitis* has the consequence that the protracting muscles run highly dorsally and medially, which causes forces directed highly dorsally and medially. This medially directed force causes a flexion on the transversum, increasing rostrally.

It may be remarked here that the work-line of the force intersects the axis of the transversum a little caudal to the transversum, so that the resistance-surface will not be triangular, but the shape of a high trapezium.

A similar situation occurs in *Crotalus* and *Vipera*. The flexion-component is less than in *Bitis*.

In *Trimeresurus* the distance between the upper jaw and the cerebral skull is so small that there is hardly a flexion-component of a force perpendicular to the axis of the transversum. Also the lift-component is of no importance. But some flexion occurs, because here too the work-line is not conterminous with the axis of the transversum, so that along the whole length the same flexion occurs. Consequently the resistance-surface is more or less rectangular.

The component drawing back the transversum is also different. The direction of the musculus add. mand. internus pterygoideus is more ventro-lateral in *Bitis* than in *Vipera* and *Crotalus*; in *Trimeresurus* this direction is nearly parallel to the upper jaw, moreover, the influence of the force of this muscle depends on the type of construction. In *Bitis* the teeth on the pterygoid are firmly hitched into the prey and so the point of hitching lies caudo-ventral to the transversum. A similar situation occurs in *Crotalus* and *Vipera*. In *Trimeresurus* the prey is clutched by the poison-fang and consequently the point of hitching lies rostral to the transversum.

In *Bitis* the force of the muscle will effect a considerable flexion in dorsal direction, a more moderate one in lateral direction.

The resistance to the dorsal flexion might be found in a thickening of the plate serving for the resistance to the rostralward component. As is stated above the latter plate for the flexion-resistance can be rather small. The adaptation to the dorsal flexion occurs by a modest amount of material, viz. a plate in the direction of the flexion-component, which means nearly perpendicular to the rostral part of the transversum. The flexion-surfaces for the strains exercised by the rostrally directed force and by the ventrally directed

one make a fair-sized angle with each other, consequently the transversum has turned.

In some degree a shearing by torsion may occur. This shearing, however, is of minor importance. Also the compression in *Bitis* is comparatively small.

The situation in *Crotalus* is again comparable to that in *Vipera*. Here both flexion-components are smaller, so that the compression will have a greater influence. The slightly rounder shape of the transverse section of the transversum in *Crotalus* is probably attributable to that influence.

A quite diverse situation occurs in *Trimeresurus*. In the area caudal to the place of attachment on the transversum of the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus there is hardly any flexion or pressure. A strong tensile force is exercised on the rostral part and the triangular thickening is no doubt due to this.

In another respect the transversum in *Bitis* differs from that in the other Viperidae, viz. by the presence of a large lateral extension. This extension serves as a place of attachment of the enormous musculus adductor mandibulae internus pterygoideus. As a place of attachment a caudo-laterally directed extension alone would be sufficient. However, a caudally directed tension is exercised on this extension, so that a firm connection with the transversum itself is necessary, which explains the thin bony lateral connection with the rest of the transversum.

The shape of the pterygoid (Fig. 38, 39 and 40) can be explained in the same manner as in *Vipera* (Dullemeijer, 1956). The part caudal to the connection with the transversum is differently shaped in the various snakes examined. In all of them it is formed by a two-winged bar. These wings are the places resisting to the flexion. The muscles causing the strain run in different directions in the different snakes, and consequently the direction of the wings is also different, namely the same as the direction of the muscle-force.

In *Crotalus* a situation is found which is similar to that in *Vipera*.

In *Trimeresurus* the direction of the muscle-force means for the wings that the medial wing lies roughly in the same plane as the transversum. The caudal part of this wing is directed laterally, so that the transitional part becomes concave ventrally. The direction of this caudal part can be explained in the same way as in *Vipera*, by the mechanical influence of the musculus accessorius. The dorsal

wing is of equal height all over its length and rather low. This height is adapted to the direction of the muscle-force, which is nearly parallel to the axis of the pterygoid.

In *Bitis* the highly dorsally directed musculus levator pterygoidei and the musculus protractor pterygoidei have the consequence that the rostral part of the dorsal wing and the medial wing lie nearly in the same plane. Caudally both wings make a very small angle with each other. The influence of the weak musculus accessorius is extremely modest. The palatine as well as the part bearing the teeth are best developed in *Bitis*. The part of the pterygoid rostral to the joint with the transversum is to be considered a beam clamped unilaterally.

The pressure on the teeth is quite high by the swallowing of a big prey, which means a considerable tensile strain, diminishing rostrally. The tensile strain is resisted by a flat bar, of which the greater breadth lies in the direction in which the strain works and which narrows rostrally. The ventral ridge is thickened locally for the cavities of the teeth.

The transversum as well as the pterygoid show near their connecting-place a slight elevation. The connective tissue can have a smaller stress than the bony tissue. Consequently the connection must have a larger surface than a direct bony connection. This phenomenon can be observed in every case where two bony parts are connected by other than bony tissue. In the case mentioned here the elevation is enlarged by the occurrence of a bloodvessel, which interrupts the bony plate.

In *Trimeresurus* there is hardly any strain in the rostral part of the pterygoid because of the lack of teeth or the presence of minuscule teeth only.

Where the form and size of the rostral part of the pterygoid are concerned *Crotalus* and *Vipera* are between *Bitis* and *Trimeresurus*.

The palatine corresponds, regarding the form and size, entirely with the rostral part of the pterygoid. In the pit-vipers the rostral part is rather high, so that the palatine is triangular. It is not clear how to explain this form.

The quadrate is in all the examined snakes a nearly straight bar. The details in the form, however, differ considerably. The numerous muscles attaching and the various positions of the quadrate with the quite different and changeable forces working on it hamper an explanation of the form.

In *Vipera* the most regular and therefore the simplest form is found. The longer axis of the little flattened transverse section lies here in the plane in which the muscle-force works. How far the tension or the flexion must be understood as the most important moulding factor cannot be determined in view of the uncertainty about the extent of the muscle-force with the various movements of the quadrate. The direct influence of the way of attachment of the muscles and ligaments is extremely trivial.

In *Bitis* the transverse section of the quadrate (Fig. 43) resembles best that in *Vipera*. The upper and lower part are determined by the shape of the joints.

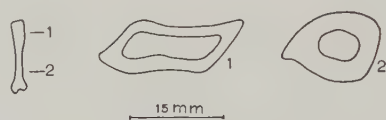


Fig. 41. Sections through the left quadrate of *Crotalus atrox*, seen from ventral

The joint between the quadrate and the supratemporal is quite mobile. A ball-and-socket joint, however, is not present. The constructive requirement making the ball-and-socket joint impossible is the requirement of a connection of which the parts can shift somewhat across each other. The movement in the joint must not be fixed, which will be possible if the movement in the quadrate-supratemporal joint is less dependent on the joint between the supratemporal and the cerebral skull. So this is probably the func-



Fig. 42. Sections through the left quadrate of *Trimeresurus albolabris*, seen from ventral

tion of the loose connection. The realization of such a loose connection can only be found in a position of the bony elements whereby these lie flatly against each other, connected by a loose socket. It is clear, however, that this flat connection will have the highest possibility to move in the plane of that connection. So, though not on account of a constructive requirement, the surface on the supra-



temporal facing caudo-laterally can be considered an adaptation for a latero-rostralward movement of the quadrate.

The joint between the quadrate and the lower jaw must allow movements in two directions and nevertheless be a firm connection. The movement occurs over a rather long distance. Two solutions are possible here: a ball-and-socket joint or a double saddle joint. Why the saddle joint is present here is inexplicable, unless from the point of view of the architectonic morphology the lower jaw can impossibly form a condyle. The shape of the knob is, like in all the examined snakes, nearly similar to those in *Vipera*. In *Bitis* the lateral knob is strengthened by a laterally expanded ridge, which may be due to the relatively high strains that are found here.

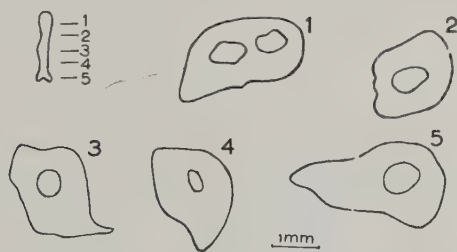


Fig. 43. Sections through the left quadrate of *Bitis arietans*, seen from ventral

The form of the transverse section of the quadrate changes highly from dorsal to ventral (Fig. 41, 42 and 43).

In *Bitis* the transverse section just ventral to the joint with the supratemporal is a quite flat ellipse, just dorsal to the joint with the lower jaw it is nearly triangular, the angular points on the base slightly rounded, the apex directed medio-rostrally. This variation in the transverse sections is explicable if we assume that the adductor muscles exert a greater strain on the quadrate than the musculus depressor. During the action of the adductor muscles the quadrate can be considered a statically determined construction, viz. a hinge joint and a socket-shaped attachment, with a nearly equally spread loading. The work-lines of the forces forming the loadings lie in one plane with the axis of the quadrate and make small angles with it. Consequently the loading causes a flexion-strain and a compression. The flexion-strain is not high, it increases, however, from dorsal to ventral. The stresses are a small compression and tension

of the flexion and a great compression of the pressure. The neutral line lies far caudal to the quadrate. The consequence for the form of the quadrate is that the longer axis of the elliptic transverse section about halfway the quadrate lies in a direction nearly perpendicular to the longer axis of the transverse section just ventral to the joint with the supratemporal. The distribution of the mass in the transverse section is quite the reverse of what may be expected: the greater mass lies caudally. As it is pressure only the distribution is almost indeterminate. So the deviation can be comprehended in some degree from the extent of the areas of attachment of the adductor and depressor muscles, which areas are rather large and flat surfaces for musculous attachments.

On the quadrate two processes are found, a rostrally directed process, just ventral to the joint with the supratemporal and serving as a place of attachment for a ligament, and a medially directed one midway, serving for the articulation with the columella auris.

That the way of attachment highly influences the form of the quadrate appears from the situation in *Crotalus* and *Trimeresurus*. In both genera the axis of the ventral transverse section lying in the direction of the muscle fibres increases; the form, however, stays flattened in the same direction as the dorsal transverse section. Besides, the dorsal part of the quadrate in *Trimeresurus* is flatter and broader than in the other examined species. This relative broadening is also attributable to the extent of a musculous attachment, viz. to the attachment of the musculus depressor mandibulae (see p. 939).

The supratemporal in the various species differs only in some details.

In *Bitis* the supratemporal is slightly broader rostrally. Though it is difficult to determine upon which this is based, it seems probable that the moderately high strain, tension as well as compression strain, involves mechanically a broadening to strengthen the joint.

In each species examined the supratemporal bears a laterally directed process, of which the size depends on the ligament attaching to it.

The lower jaw (Fig. 44, 45 and 46) is similarly shaped in all the examined species and is explicable in the same way as that in *Vipera* (Dullemeijer, 1956). The proportion of the various parts in the lower jaw, however, differs considerably.

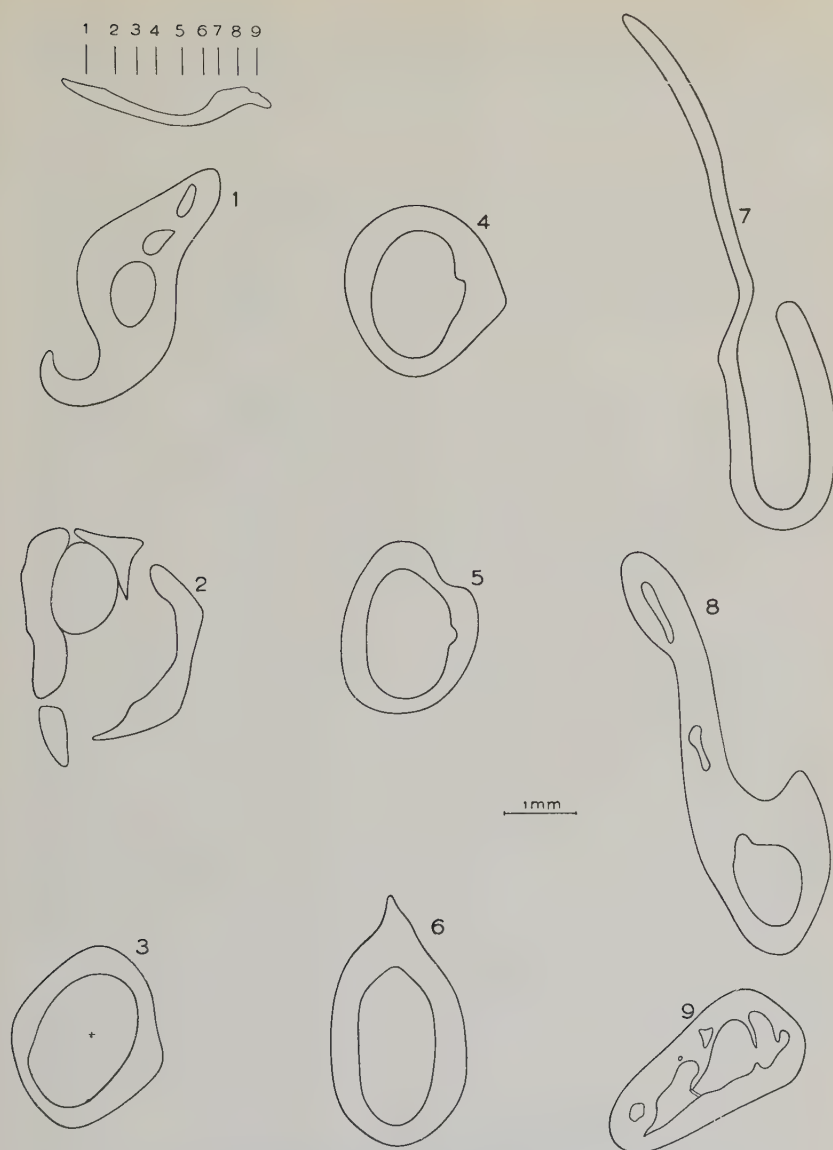


Fig. 44. Sections through the right lower jaw of *Crotalus atrox*, seen from caudal

In *Bitis* the dentary is much extended caudally by means of a narrow teeth-bearing process, which is an adaption to the swallowing of a big prey.

In *Trimeresurus* the lower jaw is relatively thicker and the plate-

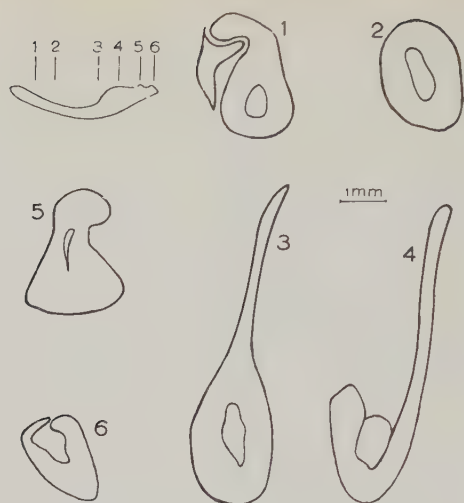


Fig. 45. Sections through the left lower jaw of *Trimeresurus albolabris*, seen from caudal.

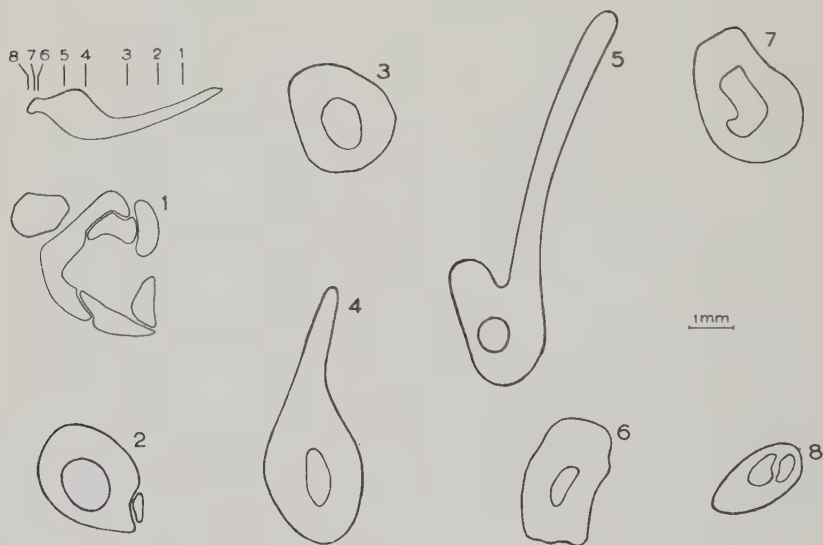


Fig. 46. Sections through the right lower jaw of *Bitis arietans*, seen from rostral

shaped extension relatively longer and higher. There are only few teeth on the dentary. This deviating form can be considered an adaptation to the way of killing the prey. *Trimeresurus* clutches the prey during the injection of the poison, so that a high resistance is



exerted on the rostral tip of the lower jaw. The muscle-force will be relatively high, especially in the caudal part. The flexion-strain is relatively high, so that a thicker jaw is needed and a larger plate as well.

The examined snakes show at first sight great diversity in form of the cerebral skull. The differences can be reduced, however, to the proportion of the size of the parts and the lateral extension related to the muscle-attachment. To compare the cerebral skulls of the various snakes examined, we will start from the situation in *Vipera berus*.

The general outer shape is determined here by the brain, the semicircular canals and the eye. The cerebral skull is equally thick nearly everywhere, except some confined areas (Dullemeijer, 1956). The area caudal to the eyes is highly bulgy laterally and caudally, the roof is flat, conformable to the general outer shape of the snake. The area between the eyes is concave and quite narrow.

In *Trimeresurus* the eyes and brain are relatively smaller. The processes and bony extensions on the cerebral skull are relatively bigger. Owing to this the lateral area of the cerebral skull just caudal to the eyes is still slightly bulgy. The outer shape of the extremely caudal part is mainly determined by the shape of the semi-circular canals and the processes serving for the attachment of muscles and the foramina from which the nerves emerge. The ventral part of the cerebral skull is not bulgy at all (Fig. 47), the outer shape is determined by a number of crests, between which some cavities are found.

The area between the eyes is wider than in *Vipera* (Fig. 48). There is only little influence of the eyes on the cerebral skull. A slanting partition-wall is present between the eyes and the brain, showing

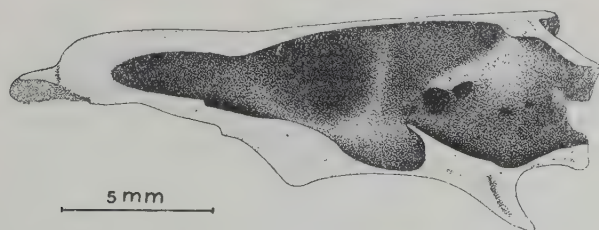


Fig. 47. Medial view of the right half of the cerebral skull of *Trimeresurus albolabris*

no concavity in the form of the brain. The moderately great width between the eyes is ventrally occupied by the musculus protractor

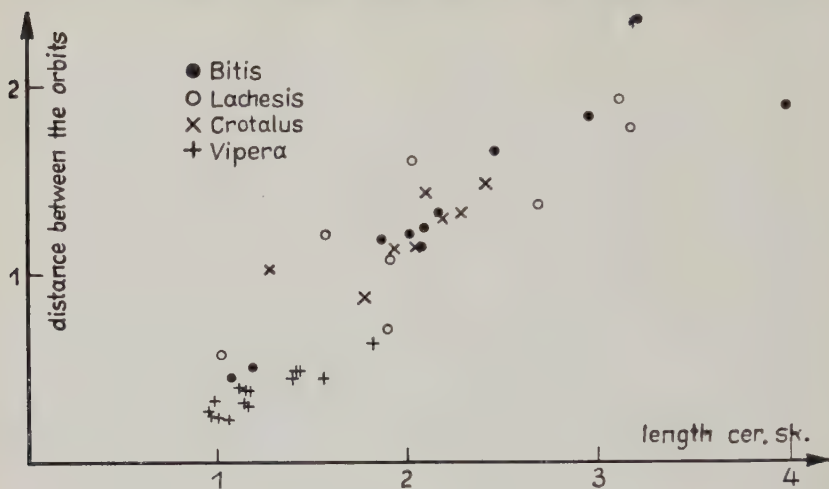


Fig. 48. Diagram of the ratio of the distance between the orbits in the dorsal surface and the length of the cerebral skull

pterygoidei. This muscle is bigger in *Trimeresurus* than in *Vipera*, which big size is mainly due to a great rostralward extension, so that the area between the eyes is completely occupied. The area of attachment, however, is not the size of the area between the eyes. In *Vipera* a rather great area is free from attachment, whereas in *Trimeresurus* the area of attachment is larger than that between the eyes, so that the attachment occurs also on a medial crest.

In *Crotalus* (Fig. 49) there is no question of a bulgy cerebral skull. The area between the eyes is again relatively wider. The area caudal to the eyes gives a concave impression because it is surrounded by crests. On the bottom of this cavity, however, a slight convexity is to be perceived. The most caudal part of the lateral wall of the cerebral skull is entirely determined by the semi-circular canals and the places of emergence of some cranial nerves. The ventral wall of the cerebral skull resembles much that in *Trimeresurus*. The area between the eyes is wider, especially rostrally, and the medial crest is more developed. The crest extending from the caudal corner of the orbits is relatively big and is an extension of the area of attachment

of the musculus protractor pterygoidei. The most caudal part of the ventral wall is still faintly bulgy in *Trimeresurus*, in *Crotalus* this area is nearly flat. The crista sphenoidea, running into the big spina sphenoidea, is highly developed in *Crotalus*, in *Trimeresurus* less, but far more than in *Vipera*.

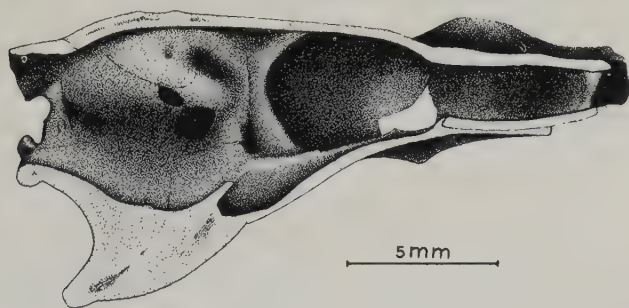


Fig. 49. Medial view of the left half of the cerebral skull of *Crotalus atrox*

The great lateral extension of a number of crests alters the whole complexion of the cerebral skull in *Bitis*. These lateral extensions are related to the great expansions of the places of attachment of the muscles. Except these extensions the cerebral skull in *Bitis* is built in the same way as that in the other described Viperidae. The roof is much extended lateralwards, save for the orbital area. The proportion of the length and the minimum width between the orbital edges is for all genera almost the same (Fig. 48), except for *Vipera*. The greatest lateral extension is found in the area just caudal to the orbits. To the ventral part of this lateral extension are attached the muscoli adductores as well as the musculus levator pterygoidei. The moderately great lateral extension in the caudal part of the cerebral skull can be considered an expansion of the area of attachment of the cervical muscles. The highly developed spina sphenoidea is to be considered in the same way. The lateral wall of the cerebral skull just caudal to the orbits lies deeply in a cavity bounded dorsally by the lateral extension of the roof, ventrally by the lateral extension of the crest on the parasphenoid and caudally by the foramen nervi trigemini, lengthened to a tube. In the caudal part of the lateral wall the foramina for the nerves and the tympanic cavity are much lengthened.

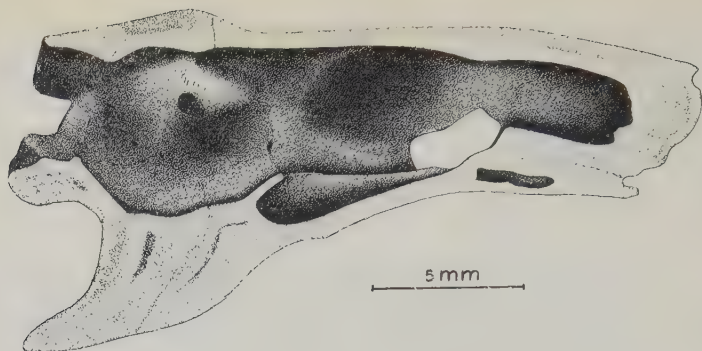


Fig. 50. Medial view of the left half of the cerebral skull of *Bitis arietans*

The ventral wall of the cerebral skull is also highly extended laterally. The distance between the orbits is roughly the same as in *Crotalus*.

Remarkable for the cerebral skull in *Bitis* is the quite lateral extension of the lateral crest on the parasphenoid. This entire area is ventrally occupied by the highly developed musculus protractor pterygoidei. Dorsally this extension is covered by the glandula Harderiana and the eye. Probably this extension has also a function in the protection of the ventral side of the eye.

The wall of the cerebral skull in *Bitis* is much thicker, which is in accordance with the general strengthening of the bony parts (Fig. 50).

### 3. The teeth

The shape of the teeth is not very aberrant in the various Viperidae. All the teeth are conical and more or less curved, the tips directed caudally. The degree of curving is highest in *Bitis*, quite low in *Trimeresurus*. Between these are *Vipera* and *Crotalus*. This degree of curving is related to the kind of food and the way in which this food is taken.

*Bitis* swallows a big prey, which is pushed in by means of a caudal-ward movement of the upper and lower jaw. The highly caudally directed teeth on the upper jaw ensure a fixation of the prey during the swallowing. On the lower jaw, which lies relatively far laterally, the teeth are directed inward too. The number of teeth is much greater in *Bitis* than in the other examined Viperidae. It is striking



that the teeth standing most caudally on the pterygoid in *Bitis* are just caudal to the longitudinal axis of the transversum. In consequence of this it is possible that the force working on the transversum is transmitted to the prey.

The base-part of the teeth is relatively thick. Owing to the great curving of the tip the teeth will meet with rather little flexion-strain. The high resistance to the flexion must chiefly be realized proximal to the curve. From this proportion it appears that the tip with regard to the base of the tooth will be relatively thin.

In *Vipera* a smaller number of teeth is found, as well as a less degree of curving and connected with this the spreading of the dental mass is also more regular than in *Bitis*.

In *Crotalus* is found a situation similar to that in *Vipera*. The only difference consists in the fact that the row of teeth on the pterygoid does not go on so far caudally.

In *Trimeresurus* there are less teeth, which is connected with the peculiar way of food-taking; all the teeth are curved a little. Besides, the teeth on the lower jaw are very small. The spreading of the dental mass is quite regularly conical. *Trimeresurus* keeps the prey fixed during the poison-injection. The prey is relatively small and little compact compared to that of *Crotalus* and *Bitis*.

The same applies to the poison-fang. Here too the curving is greater in *Bitis* and more limited to a certain place than in *Crotalus*, *Vipera* and *Trimeresurus*. There is not much difference between the poison-fangs in the three last mentioned species. The relation between the movability and the curving of the poison-fang is of the same constructive nature as in *Vipera* (Dullemeijer, 1956). The poison-fang of *Bitis* is curved to a higher degree. Probably this is related to the poison-injection, but due to the lack of data an explanation is hard to give.

#### 4. Nerves and bloodvessels

Concerning the nerves and the bloodvessels, a situation exists comparable to that in the common viper.

#### 5. The glands

The shape as well as the structure of the glands differs little in the examined snakes (Phisalix, 1922; Fahrenholz, 1937), which was

to be expected on account of the all but similar function. The shape of the poison-gland in *Crotalus* is more oblong than in the other species, in *Bitis* it is rather short and thick. This situation can be understood from the fact that the available room in these species is oblong and short respectively.

The inner structure does not differ essentially. The strong horizontal bands have probably the same function as in *Vipera*. The muscles emptying the poison-gland are different ones.

In *Vipera* these are the musculus adductor mandibulae externus superficialis 2 and the musculus adductor mandibulae externus profundus. The two muscles pull in an opposite direction, so that the poison-gland is compressed in dorso-ventral direction.

In *Crotalus* the function of the profundus-muscle is exercised by the third part of the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus. This muscle exerts a rostralward directed force, so that the poison-gland would turn if it would not be firmly attached to the skeleton by ligaments.

In *Bitis* the function of the profundus-muscle is also exercised by a part of the musculus adductor mandibulae internus pterygoideus. The direction of the muscle-force, however, is just reversed and the working on the poison-gland is here comparable to the working on the poison-gland in *Vipera*, only the resultant of the forces is directed ventralward. The resistance to this strong ventral force is formed by the lateral and medial ligaments attaching to the dorso-caudal surface of the poison-gland.

In *Trimeresurus* exists a situation comparable to the situation in *Vipera*.

The *glandula Harderiana* hardly differs in the various species. The details in the outer shape are mainly determined by the room available.

In *Crotalus* this room is confined to the area round the eye-muscles in the orbit.

In *Bitis* a lobe of this gland extends between the processus postorbitalis and the musculus levator pterygoidei.

In *Vipera* this lobe occurs too, but here it is not entirely covered by the processus postorbitalis.

Again in *Trimeresurus* a situation exists similar to that in *Crotalus*.

The respective remaining glands in the various species are relatively of a size and have an as good as similar position and shape. Some exceptions are: the glandula nasalis internus is relatively small in *Bitis*, the glandula sublingualis in *Bitis* has also an all but equal lobe dorsal to the tongue.

Though small variations were no doubt to be expected in connection with the taking of different kinds of prey by the various species, the relation of these exceptional situations is not quite clear.

### 6. The eye and the orbit

The shape as well as the function of the eyes is the same in all the examined species. The size is relatively big in small snakes. So in *Vipera* occurs a relatively big eye, in *Crotalus* a relatively small one. *Bitis* and *Trimeresurus* are between these two species. In all the species the outer edge of the orbit entirely joins the eye, dorsally the eye is covered by a membrane and by the ligamentum orbitale superior.

Concerning the rostral wall of the orbit there is a striking difference between the Viperidae and the Crotalinae.

The first group has a praefrontal extending far ventrally and concave on the side of the orbit. In the second group the praefrontal only forms the farmost dorso-rostral part of the orbit. The rostral wall is formed by the membranous capsule of the "pit". The comparison shows that the praefrontal is no essential element in the construction of the orbital wall. The shape of the praefrontal is namely determined by constructive and mechanical demands. The consequence of the presence of a "pit" is a shortening of the praefrontal in dorsal-ventral direction and a higher degree of movability. The area rostral to the orbit is occupied by the maxilla. The pressure from the poison-fang is namely conducted through the maxilla, and only over a narrow area through the praefrontal.

The shape of the praefrontal is adapted to the shape of the "pit". The ventral surface is concave and forms the dorsal wall of the "pit". The consequence of the lateral position of the "pit" is the far medial position of the articulation between the maxilla and the praefrontal, viz. just lateral to the olfactory capsule. Consequently

the thickest part of the praefrontal is found also medially. The other details of the shape of the praefrontal are determined by the joints and the place of attachment of the connective tissue of the caudal wall of the "pit".

The praefrontal of the common vipers forms the whole rostral wall of the orbit. The centre of the joint between the maxilla and the praefrontal is quite near to the joint between the maxilla and the transversum.

The farthest lateral part of the caudal wall of the orbit is bony. Here the processus postorbitalis is formed by the parietal and the postfrontal. The relative length of the processus depends on the relative size of the orbit; the breadth is roughly the same. In *Vipera* both are great, in *Trimeresurus* less great and in *Crotalus* least. *Bitis* is an exception for both measures. The greater breadth and length may be clear if we assume that the soft parts situated relatively far laterally must be protected. Owing to the lateral extension of the head the plane in which the processus postorbitalis is found, is directed more rostrally than in the other Viperidae.

Because the "pit" in the Crotalinae lies nearly in the orbit, more or less ventral to the eye, the distance between the eye and the transversum is greater in resting-position, so that the bony orbit seems wider. As has already been shown before, the transversum lies in protracted position just ventral to the eye, which means a determining factor for the whole construction.

The glandula Harderiana may lie in the orbit or partly outside it, which depends on the room. In the pit-vipers much room is left, in the common vipers one lobe of the glandula Harderiana projects caudally. This projecting lobe, however, is bigger in small snakes.

#### 7. The nose and the organ of Jacobson

Both organs differ little in the examined species. With regard to the relation between form and function nothing could be established as yet. The nostril lies farther dorsally in *Bitis arietans*, which may be related to the typical way of partly covering itself with sand.

The nose in *Bitis* is relatively long and wide (Fig. 26 and 27). The other genera have relatively similar proportions. An explanation



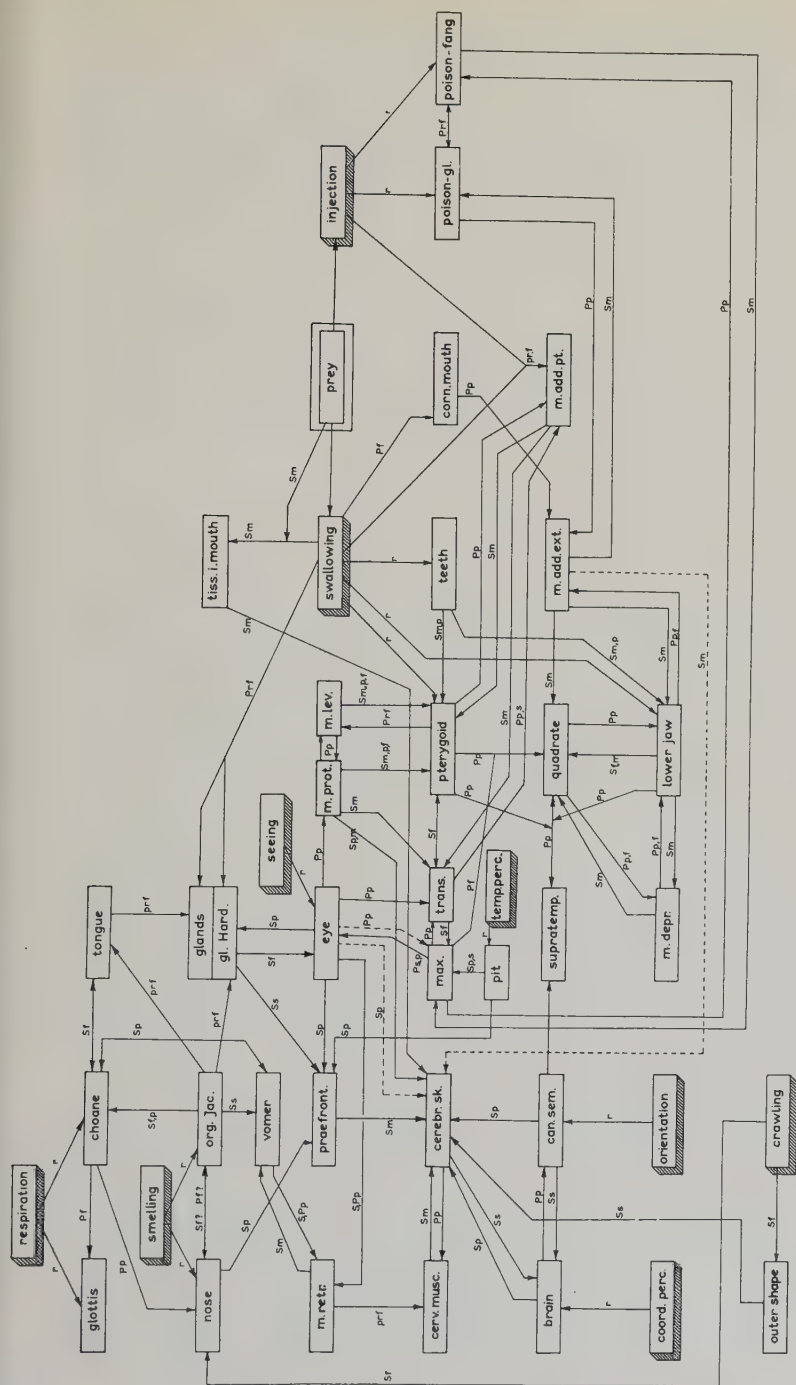


Fig. 51. Diagram of the pattern of the head of *Crotalus atrox*. The three-dimensionally drawn rectangles indicate the functions. The other rectangles represent the morphological elements. The connections of the elements are indicated by arrows, which run to the element which is influenced. The tall letters indicate the characters which are influenced, the small letters the way in which the influences occur. *f*, functional; *m*, mechanical; *p*, position (al); *pr*, presence; *r*, realization; *s*, structure (al)

of this situation could not be given by lack of detailed knowledge of the function.

The semi-circular canals, the tongue and the glottis hardly differ from those in *Vipera*. The lack of detailed data about the function makes it impossible to show an exact correlation between form and function.

## V. Conclusions

On comparing the heads of the different examined snakes it can be stated that in outline the patterns of the constructions are in entire agreement with each other (Fig. 51). In some respects only there are differences, which have already been set out in the general discussion of the elements.

The dividing into functional components of the heads of the different species can be done in the same way as in *Vipera*. Here too we meet with the same difficulties to distinguish the components.

It is impossible to demarcate the functional components, they all are interdependent more or less. So a demarcation of a component is rather forced, because the distinct component is, functionally as well as structurally, not limited to the distinct area. Consequently the functional component is to be considered a centre where in substance a certain function is exercised. Round this centre the importance of the functional component gradually diminishes. The functional components can be considered as it were centres of condensation of realised functions. A case in point is the eye. The eye is very much limited to the eye-ball and so inside the room of the eye-ball there is no question of another component on the same level. Round the eye-ball it is already harder to distinguish the functional component of seeing. The eye-muscles, as well as the optical nerve, can still be considered to belong to this component. The glandula Harderiana already has a different function, namely secreting products for the organ of Jacobson. It seems improbable that the gland should have another function as an elastic receiver of the pressure. The orbit is a part of this functional component as well as of the other surrounding components. So in the eye there is question of a centre of condensation in a small area. Round this centre the condensation diminishes substantially. With the functional component of feeding the condensation is less decided and the area much greater.

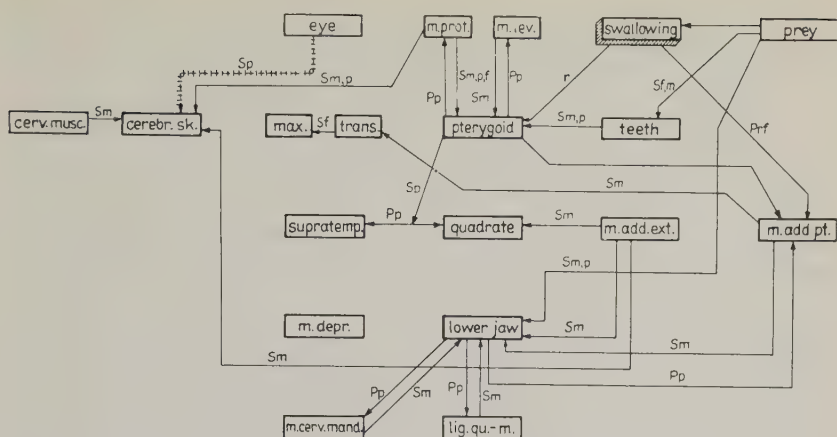


Fig. 52. Diagram showing the connections, which are influenced by the size of the prey. For explanation see fig. 51

How many and which centres of condensation can be distinguished depends on which level the functional components are distinguished and consequently on the distinction of the functions. For the examined snakes this means that only one function can be distinguished: the feeding. However, this is of little importance if a subdivision into functions on a lower level does not exist.

The following functions, being the most important, will be distinguished: feeding, seeing, smelling, orientation, respiration and crawling. The functions are realized in structures, the so-called functional components, which are also subdivided. So, for example, the functional component of the feeding is divided into an apparatus for injecting and one for swallowing. In all the examined snakes the same functions are present, however, to which degree these functions are exercised is different in each species.

The apparatus for the feeding is directly related to the size of the prey and the way in which it is killed and swallowed. This means, comparing the various species and taking the situation in *Vipera* as starting-point, that *Bitis* has a high development of the feeding-apparatus. The consequences for the whole pattern (Fig. 52, 54) of such a high development have already been expounded the cerebral skull and the transversum bear big bony lateral extensions and the ratio of supratemporal and quadrato diminishes. In consequence of this the head is enlarged, which influences the course of

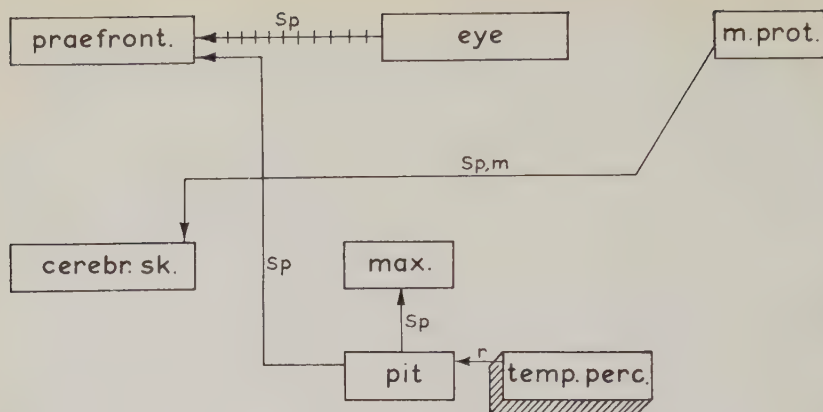


Fig. 53. Diagram showing the influence of the pit. For explanation see fig. 51

the muscles. The shape of the bony elements must change a little, owing to the adaption to the mechanic strains.

In *Crotalus* a situation occurs, which is the medium between that in *Bitis* and *Vipera*. The influence of the "pit", however, is very great (Fig. 53), so that here too are important changes in the pattern. The shape of the maxilla is influenced to a high degree as well as that of the praefrontal and of the joint on the transversum.

*Trimeresurus* (Fig. 52) has most shape-properties in common with *Crotalus*, but the peculiar way of killing and swallowing the prey in connection with the arboreal way of living means a relatively minor development of the muscles and of the bar between transversum and pterygoid. Consequently the head is narrower and has a high development of the rostral part. The meaning of the minor development of the muscles for the structures of the bony elements has already been expounded.

In general it is possible to deduce constructively the different examined Viperidae from each other (Fig. 54). With a central position of *Vipera Bitis* can be deduced by increasing, the size, which is mainly due to the influence of the size of the prey. The consequence for the pattern has been explained above and can be gathered from the diagram (Fig. 52).

*Crotalus* can be deduced from *Vipera* by its increase of size, due to a relatively slightly bigger prey and by adding the "pit", which



is the realization of the function of observing the prey by means of a membrane sensible for air-currents of divergent temperatures.

*Crotalus* can be deduced from *Bitis* by introducing the "pit" and diminishing the size.

*Trimeresurus* can be deduced from *Vipera* by introducing the "pit" and a different way of killing the prey.

*Trimeresurus* can be deduced from *Crotalus* by introducing the peculiar way of killing the prey.

In this manner the pattern of one genus can always be deduced from the pattern of another genus. The result of a comparison between the genera is that the most essential point or points of controversy in the function, and consequently also in the functional component, can be determined. These points of controversy influence many parts of the pattern, this influence, however, can be considered being secondary. So for example the ratio of the supratemporal and the quadrate can be considered secondary. It might be possible to

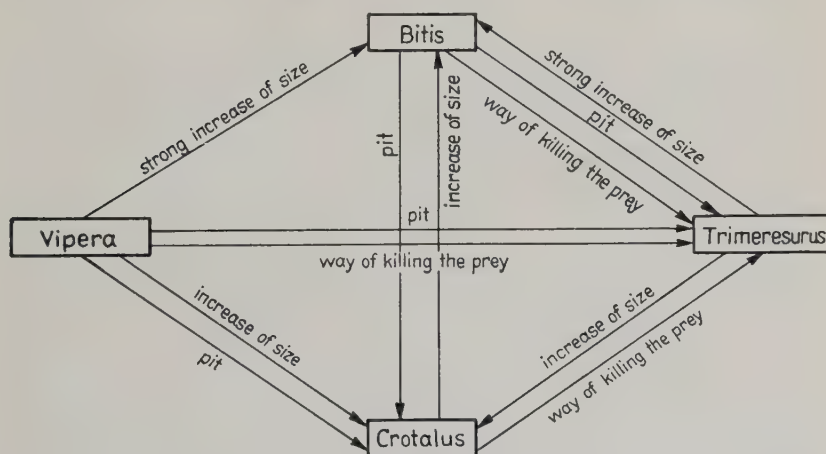


Fig. 54. Diagram showing the constructive relation between the genera. Further explanation in the text

distinguish species on account of this ratio or of other ratios (Klauber, 1939; Anthony, 1955), but in all probability these ratios are expressions of non-essential differences between the species. So these secondary differences can only then be used as a distinguishing characteristic when first the connection in the pattern has been determined.

It may be observed that the deduction of the pattern of one genus from that of another has no phylogenetic significance. This deduction explains on which factors the constructive differences depend and how the relation is between form and function in the pattern.

The relation between the members in the pattern relies upon the same rules as in those illustrated in the study on the morphology of the head of *Vipera* (Dullemeijer, 1956). Also for the species in this publication we have for the realization of a certain function the same four principles:

1. a realization of every function in the element separately
2. a structural compromise
3. a total shape being an integration in that every component is entirely realized, but the shape is unequal when the components are simply added.
4. a structure which allows more functions for the same element.

Besides this direct connection with the function the shape of a certain element is dependent on which position it occupies in the pattern, on the shape and structure of the surrounding elements and on the constructive influence of the other elements. So otherwise it means that a certain function can be exercised by a certain structure, but that this structure is dependent on which position it occupies in the pattern and on the shape, the structure and function of the other elements. The position of an element is highly dependent on the surrounding elements. The following examples may be mentioned:

The position of the rostral place of attachment of the musculus protractor pterygoidei, which is different in the various examined genera.

The position of the joint between the praefrontal and the maxilla, which is much farther dorsal in the pit-vipers than in the Viperidae.

The position of the attachment of the ligamentum quadrato-maxillare, which is on the lower jaw in the bigger species, on the quadrate in the smaller ones.

The position of the joint between the cerebral skull and the supra-temporal is relatively caudal in the smaller species.

Within the pattern the position of the greater part of the elements is not entirely determined by the surrounding elements. To function well the element needs a special position, so that we can say that also concerning the position of the element an adaptation to the function occurs, or perhaps just the other way, of the function to the position.

If the position of an element is entirely determined by the function, in the sense of an element exercising a function in only one special position, then we speak of a primary element anent its position in the pattern. This, for example, is to a high degree the case with the eye, which must have a far lateral position on the surface and with the poison-fang which must be situated rostrally as far as possible. If the position of such elements is determined, then a great part of the position of the elements in the construction is deducible, *e. g.* in this case the position of the upper jaw and its muscles. So these primary elements anent their position are to a high degree determining for the pattern.

The same applies to the form of certain elements. Many of them are influenced by the surrounding elements, others have an independent shape. This own shape can again be considered, just as the position, being necessary for the function. Again the eye may serve as example. Owing to this independent shape the element is also highly determining for the construction.

The same applies to the dependence of the structure of an element. The influence, however, is harder to be stated if the anatomy is limited to the macroscopic field. Therefore a plain example cannot be given.

The structure of an element is the result of the functional requirement and the influence of the surrounding structures. The influence of the surrounding elements can be so great that they influence also the function, so that this function cannot be exercised optimally. In that case a compromise situation is present: a functional compromise. In this way the function is always limited in a certain respect. Concerning snakes we have the example of the eye; this is almost immovable.

How the influence is of the different elements on each other and how these elements form together a totality has been expounded in the preceding chapters.

## VI. Summary

In the preceding publication a description was given of the elements in the head of *Crotalus atrox*, *Trimeresurus albolabris*, *Bitis arietans*, *Vipera ammodytes*, *Vipera ursinii*, and *Vipera aspis*.

In the discussion the elements were considered from a functional-anatomical point of view, based on the concept that the head is a totality in which the morphological elements form functional components. The shape of the elements was explained on account of the function to be performed, the place in the head and the influence of the elements on each other in a constructive totality. Of the different heads the patterns were given in diagrams.

It was shown that the patterns could be deduced from each other in constructive sense by adding one or more functional properties.

## VII. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt eine Beschreibung von Strukturelementen der Köpfe einiger Schlangenarten: *Crotalus atrox*, *Trimeresurus albolabris*, *Bitis arietans*, *Vipera aspis*, *Vipera ammodytes* und *Vipera ursinii*.

Diese Strukturelemente wurden in der Diskussion unter einem funktionell-anatomischen Gesichtspunkt betrachtet, ausgehend von der Vorstellung, daß der Kopf eine Ganzheit darstellt, in der die einzelnen Teile durch die Funktion bestimmt sind.

Die Form der Einzelteile wurde in Hinblick auf die auszuübende Funktion, den jeweiligen Situs und die wechselseitige Beeinflussung innerhalb des Gesamtgefüges erläutert.

Für den Kopf einer jeden Tierart wurde eine schematische Darstellung des Konstruktionsgefüges gegeben.

Es zeigte sich, daß hinsichtlich dieses Konstruktionsgefüges, bei Hinzutreten einer oder mehrerer funktioneller Besonderheiten, die Schemata voneinander abgeleitet werden konnten.



Table 1

	I. of cer. skull	I. of olf. caps.	w. of olf. caps.	I. of left orbit	I. of right orbit	I. of left maxilla	I. of right maxilla	distance between left max. joints	distance between right max. joints	I. of left qua- drate	I. of right qua- drate	I. of left supra- temp.	I. of right supra- temp.	dist. left suprat- orbit	dist. right suprat- orbit	I. of left lower jaw	I. of right lower jaw	dist. between or- bits
1. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. c. ost. f. ....	219	90	53	74	—	87	—	60	—	173	178	90	97	134	129	422	430	128
2. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. c. ost. a. ....	256	101	—	80	84	97	97	62	62	184	176	—	110	72	69	463	461	—
3. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. c. ost. g. ....	141	43	—	47	48	—	—	—	22	—	89	—	60	—	51	—	—	—
4. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. c. ost. b. ....	229	100	78	80	79	104	102	58	58	180	177	102	102	69	67	450	470	131
5. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. c. ost. c. ....	178	61	63	61	60	66	70	41	41	106	106	68	66	46	51	306	300	86
6. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. c. ost. e. ....	174	50	—	59	59	66	71	42	43	100	—	68	66	51	56	295	292	75
7. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. c. ost. d. ....	326	137	92	92	92	150	165	82	86	222	222	153	153	100	98	627	631	202
8. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. 1950—38 .....	225	72	61	70	70	88	90	61	61	149	149	93	93	68	68	363	363	—
9. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. DB. 319 .....	209	—	—	74	74	90	90	49	49	134	134	—	—	—	—	384	366	—
10. <i>Crotalus spec.</i> 1953—198 .....	217	73	—	—	77	97	92	39	38	147	—	91	91	67	68	377	—	—
11. <i>Crotalus terrificus</i> Laur. 1950—39 .....	211	71	56	70	68	80	80	55	56	140	141	92	92	59	60	367	366	—
12. <i>Crotalus triseriatus</i> (Boul.) A 11373 .....	205	75	62	—	76	85	85	52	53	—	162	86	—	63	64	—	395	—

Table I, Continuation

	L. of cer. skull	L. of olf. caps.	w. of olf. caps.	L. of left orbit	L. of right orbit	L. of left maxilla	L. of right maxilla	distance between left max. joints	distance between right max. joints	L. of left quadrate	L. of right quadrate	I. of left supra-temp.	I. of right supra-temp.	dist. left suprat-orbit	dist. right suprat-orbit	I. of left lower jaw	I. of right lower jaw	dist. between or-bits
13. <i>Crotalus durissus</i>																		
L. DB. 317 .....	287	111	105	94	94	132	132	97	97	239	239	129	124	94	94	571	560	—
14. <i>Crotalus durissus</i>																		
L. 1644 .....	194	83	65	65	97	90	93	58	52	143	146	90	89	69	65	373	380	112
15. <i>Crotalus durissus</i>																		
L. 1647 .....	205	83	—	63	63	92	92	61	55	148	144	84	88	69	67	388	388	112
16. <i>Crotalus horridus</i>																		
L. 1663 .....	241	97	93	71	71	106	107	69	69	190	190	120	124	68	71	488	488	146
17. <i>Crotalus adamanteus</i>																		
Pal. Beam. ....	210	69	63	—	—	97	101	60	69	160	156	73	90	—	—	400	406	142
18. <i>Crotalus confluentus</i>																		
986 Say .....	128	—	—	60	60	87	91	60	54	133	136	80	82	—	—	338	338	102
19. <i>Bitis nasicornis</i>																		
Shaw c. ost. c. ....	322	—	—	112	118	158	142	79	69	370	372	147	159	98	99	719	719	232
20. <i>Bitis nasicornis</i>																		
Shaw c. ost. b. ....	187	76	—	66	—	91	85	40	—	171	—	81	—	50	—	390	—	117
21. <i>Bitis nasicornis</i>																		
Shaw c. ost. a. ....	231	121	—	—	92	109	109	36	36	210	210	100	95	—	70	510	500	—
22. <i>Bitis arietans</i>																		
Merr. c. ost. b. ....	202	95	—	—	68	82	88	44	51	178	180	82	82	—	52	398	399	120
23. <i>Bitis arietans</i>																		
Merr. c. ost. a. ....	210	103	—	—	80	79	82	43	36	222	217	93	89	71	70	440	464	123
24. <i>Bitis arietans</i>																		
Merr. ....	165	111	158	99	96	139	140	65	65	270	270	20	20	—	—	584	580	—

Table 1, Continuation

	I. of cer. skull	I. of of. caps.	w. of of. caps.	I. of left orbit	I. of right orbit	I. of left maxilla	I. of right maxilla	distance between left max. joints	distance between right max. joints	I. of left quadrate	I. of right qua- drate	I. of left supra- temp.	I. of right supra- temp.	dist. left suprat- orbit	dist. right suprat- orbit	I. of left lower jaw	I. of right lower jaw	dist. between or- bits
25. <i>Bitis arietans</i> (Günth.) 1900—29	213	—	111	—	—	114	114	61	64	201	201	95	98	—	—	441	440	—
26. <i>Bitis arietans</i> (Günth.) A 11375	167	75	76	72	71	73	84	38	38	171	171	78	73	44	44	356	353	—
27. <i>Bitis gabonica</i> DB. 309	336	139	215	129	129	172	178	95	95	365	365	47	47	105	105	776	773	—
28. <i>Bitis nasicornis</i> Shaw 1030	119	36	52	43	44	41	44	32	32	81	84	39	39	23	26	207	207	50
29. <i>Bitis arietans</i> Merr. 1643	205	100	102	—	—	81	82	57	57	206	195	65	91	—	—	451	431	—
30. <i>Bitis arietans</i> Schleg. 1548	208	96	117	83	79	83	81	58	50	—	201	93	97	57	56	—	437	113
31. <i>Bitis arietans</i> Schleg. 968	108	32	43	47	47	30	32	22	20	74	79	38	38	22	20	170	170	44
32. <i>Bitis arietans</i> Merr. 33166	217	123	115	102	90	98	95	68	63	207	198	98	92	—	—	442	448	131
33. <i>Bitis spec.</i> 33167	296	161	149	128	123	148	148	98	98	338	335	153	162	80	80	688	688	192
34. <i>Vipera berus</i> (L.) c. ost. c.	117	38	31	38	40	—	—	—	—	58	—	—	—	—	—	—	—	—
35. <i>Vipera berus</i> (L.) c. ost. b.	117	41	31	38	40	—	—	12	18	—	—	—	46	40	42	—	—	—
36. <i>Vipera russelli</i> Shaw	—	70	—	75	75	77	76	—	—	—	—	92	98	60	49	—	—	65

Table 1, Continuation

	l. of cer. skull	l. of ofl. caps.	w. of ofl. caps.	l. of left orbit	l. of right orbit	l. of left maxilla	l. of right maxilla	distance between left max. joints	distance between right max. joints	l. of left quadrate	l. of right quadrate	l. of left supra-temp.	l. of right supra-temp.	dist. left suprat-orbit	dist. right suprat-orbit	l. of left lower jaw	l. of right lower jaw	dist. between or-bits
37. <i>Vipera aspis</i> (L.) c. ost. a. ....	141	43	—	47	48	44	44	—	22	—	89	—	60	—	51	228	228	44
38. <i>Vipera berus</i> (L.) A 11380 .....	134	50	47	—	51	48	48	36	37	—	86	—	64	—	46	—	—	—
39. <i>Vipera berus</i> (L.) 1888—173 .....	125	40	42	46	45	43	43	20	19	70	71	59	57	41	42	200	194	—
40. <i>Vipera berus</i> (L.) .....	136	41	—	41	42	48	49	21	26	71	71	52	51	45	45	200	201	—
41. <i>Vipera berus</i> (L.) .....	118	37	—	36	36	41	42	20	20	64	65	45	43	41	41	196	195	—
42. <i>Vipera berus</i> (L.) .....	117	37	—	42	41	—	—	—	—	64	64	51	51	45	47	180	181	—
43. <i>Vipera aspis</i> (L.) 1937—455 .....	132	42	41	47	49	42	42	18	17	77	79	58	56	51	45	217	216	—
44. <i>Vipera aspis</i> (L.) 1914—308 .....	134	36	41	45	46	46	46	21	20	76	76	56	56	50	50	214	214	—
45. <i>Vipera ursinii</i> Bp. 987 .....	116	45	41	40	37	36	33	27	27	63	63	51	53	39	43	187	184	30
46. <i>Vipera ursinii</i> Bp. 1551 .....	101	27	27	31	31	25	25	18	18	47	45	40	38	31	30	143	135	24
47. <i>Vipera ursinii</i> Bp. 1551 .....	97	31	29	35	—	25	32	20	25	44	44	36	36	—	—	152	149	—
48. <i>Vipera ursinii</i> Bp. 1056 .....	99	40	40	40	40	31	31	20	24	—	—	—	—	37	36	—	—	33



Table 1, Continuation

	1. of cer. skull	1. of olf. caps.	w. of olf. caps.	1. of left orbit	1. of right orbit	1. of left maxilla	1. of right maxilla	distance between left max. joints	distance between right max. joints	1. of left quadrate	1. of right qua- drate	1. of left supra- temp.	1. of right supra- temp.	dist. left supra- orbit	dist. right supra- orbit	1. of left lower jaw	1. of right lower jaw	dist. between or- bits
49. <i>Vipera ursinii</i> . Bp. 1056 .....	96	30	25	20	20	18	19	17	17	39	—	29	—	27	27	130	130	27
50. <i>Vipera ursinii</i> . Bp. 987 .....	115	41	34	42	42	30	31	27	24	61	61	50	50	39	39	178	178	31
51. <i>Vipera ursinii</i> . Bp. 987 .....	98	31	29	33	33	23	24	20	19	50	48	38	38	30	30	147	151	25
52. <i>Vipera ursinii</i> . Bp. 987 .....	97	29	27	32	32	26	26	22	20	40	40	37	37	31	29	147	145	24
53. <i>Vipera ammodytes</i> . L. 1585 .....	118	69	63	—	—	97	101	60	69	69	74	57	57	40	37	193	193	39
54. <i>Vipera ammodytes</i> . L. 1584 .....	142	49	49	53	53	44	48	33	33	91	93	62	61	49	49	233	233	48
55. <i>Vipera ammodytes</i> . L. 2110 .....	144	48	48	47	52	44	43	28	28	82	86	63	63	49	47	221	222	48
56. <i>Vipera euphratica</i> . L. 1654 .....	183	80	80	79	77	69	69	41	41	146	147	96	98	58	58	373	370	63
57. <i>Vipera spec.</i> . L. 1649 .....	157	50	50	56	55	52	49	32	32	—	—	72	72	46	43	244	244	45
58. <i>Lachesis mutus</i> . L. c. ost. a. ....	312	143	78	91	80	126	122	87	87	209	211	152	152	116	122	576	587	191
59. <i>Lachesis hageni</i> . Lidith c. ost. app. a. ....	192	88	—	65	66	103	95	58	60	151	160	86	86	59	54	391	390	107
60. <i>Lachesis atrox</i> . (Boul.) A 11397 .....	167	70	57	65	65	64	64	47	47	108	108	71	72	51	51	—	—	—

Table 1, Continuation

	1. of cer. skull.	1. of olf. caps.	w. of olf. caps	1. of left orbit	1. of right orbit	1. of left maxilla	1. of right maxilla	distance between left max. joints	distance between right max. joints	1. of left quadrate	1. of right qua- drate	1. of left supra- temp.	1. of right supra- temp.	dist. left suprat- orbit	dist. right suprat- orbit	1. of left lower jaw	1. of right lower jaw	dist. between or- bits
61. <i>Lachesis mutus</i> DB. 335 .....	323	123	94	—	102	143	143	107	107	—	—	166	166	—	115	601	601	—
62. <i>Lachesis wagleri</i> (Boie) DB. 339 .....	109	43	36	51	52	52	52	46	46	90	90	42	42	41	41	191	191	—
63. <i>Lachesis lanceolatus</i> (Daud.) A 1133 .....	176	67	54	70	71	71	71	52	52	128	128	63	66	52	51	304	307	—
64. <i>Lachesis wagleri</i> (Boie) DB. 338 .....	176	75	54	66	66	95	96	60	59	167	179	84	81	79	72	362	362	—
65. <i>Lachesis lanceolatus</i> (Daud.) A 11420 .....	247	95	70	91	92	93	92	66	68	197	197	120	111	74	81	489	489	—
66. <i>Lachesis mutus</i> .....	318	112	110	78	80	130	139	89	92	194	—	127	127	112	106	550	560	176
67. <i>Lachesis wagleri</i> (Boie) 972 .....	204	76	57	79	79	112	109	80	73	190	202	91	88	90	97	420	—	159
68. <i>Lachesis wagleri</i> (Boie) 1024 .....	158	56	53	61	63	79	80	68	62	150	—	59	60	80	80	327	326	120
69. <i>Lachesis gramineus</i> Shaw 1027 .....	102	27	31	43	46	40	37	36	32	66	68	39	40	31	31	176	171	57
70. <i>Lachesis mutus</i> Daud. 1210 .....	269	99	67	80	—	113	112	82	82	166	—	128	—	97	—	507	507	135
71. <i>Lachesis microsquamatus</i> Cant. 1033 .....	190	67	56	60	60	70	70	52	52	114	112	72	70	63	63	335	330	70
72. <i>Lachesis mutus</i> (L.) 33168 .....	398	147	88	86	84	132	132	100	93	—	—	—	—	112	112	585	584	187

Table 1, Continuation

	I. of cer. skull	I. of olf. caps.	w. of olf. caps.	I. of left orbit	I. of right orbit	I. of left maxilla	I. of right maxilla	distance between left max. joints	distance between right max. joints	I. of left quadrate	I. of right qua- drate	I. of left supra- temp.	I. of right supra- temp.	dist. left suprat- orbit	dist. right suprat- orbit	I. of left lower jaw	I. of right lower jaw	dist. between or- bits
73. <i>Trimeresurus trigenocephalus</i> (Daud.) DB. 344 .....	135	50	39	65	—	65	65	56	56	111	111	60	60	50	48	253	253	—
74. <i>Trimeresurus macrolepis</i> Bld. DB. 343 .....	178	65	52	65	64	83	85	61	61	128	128	78	78	65	66	350	350	—
75. <i>Vipera berus</i> (L.) 1 .....	112	—	—	44	36	—	—	18	—	—	—	—	45	—	38	—	151	39
76. <i>Vipera berus</i> (L.) 2 .....	115	39	35	39	39	34	34	24	25	52	55	42	42	—	39	163	165	38
77. <i>Vipera ursinii</i> Bp. 1 .....	106	35	32	26	33	34	26	—	15	—	45	—	22	—	—	—	140	23
78. <i>Bitis arietans</i> Merr. Paris. ....	247	—	—	—	—	112	107	70	—	275	270	—	130	—	—	581	572	164
79. <i>Bitis arietans</i> Merr. Leiden .....	227	—	—	84	88	100	102	55	58	216	—	83	—	—	—	—	457	—

## VIII. References

- Anthony, J.: La signification des mouvements de l'os maxillaire chez les Vipéridés lors de la morsure. C. R. Acad. Sci., Paris (1954) 238, 2348—2349. — Anthony, J.: Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des Ophidiens. Ann. Sci. Nat., Zool. **11** (1955) 1—53. — Block, M. J.: Function and operation of the facial pit of the pit-vipers. Nature CLXV (1950) 284—285. — Buddenbrock, W. von: Vergleichende Physiologie, Bd. 1, Sinnesphysiologie. Basel, Birkhäuser (1952). — Bullock, Th. H. and Cowles, R. B.: Physiology of an infrared receptor; the pit of pit-vipers. Nature CLXVII (1952) 283—285. — Ditmars, R. L.: The feeding habits of serpents. Zoologica, N. Y., **1** (1912) 11, 197—238. — Dullemeijer, P.: The correlation between muscle system and skull structure in *Phalacrocorax carbo sinensis* (Shaw & Nodder), IV. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam, Series C, **55** (1952) 1, 95—102. — Dullemeijer, P.: The functional morphology of the head of the common viper, *Vipera berus* (L.). Arch. Neerl. de Zoologie, **11** (1956) 4, 386—497. — Fahrenholz, C.: Drüsen der Mundhöhle. In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius & W. Lubosch, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. III (1937) 115—200. Berlin und Wien, Urban & Schwarzenberg. — Gadow, H.: Amphibia and Reptiles. London, Macmillan & Co. 650 p. (1901). — Gans, C.: The functional morphology of the egg-eating adaptations in the snake Genus *Dasypeltis*. Zoologica, **37** (1952) 4, 18, 209—245. — Gergely, J. and Laki, K.: A thermodynamic discussion of the length-tension diagram of muscle. Enzymologia, XIV (1950) 4, 270—276. — Haas, G.: Versuch einer funktionellen Analyse des Giftbisses und Schlingaktes von *Lachesis gramineus*. Anat. Anz., **68** (1929) 358—378. — Haas, G.: Die Kiefermuskulatur und die Schädelmechanik der Schlangen in vergleichender Darstellung. Zool. Jb., Abt. Anat. und Ont. der Tiere, **53** (1931) 1, 127—198. — Haas, G.: The head muscles of the genus *Causus* (Ophidia, Solenoglypha) and some remarks on the origin of the Solenoglypha. Proc. Zool. Soc., London, **122** (1952) 3, 573—592. — Hager, K.: Die Kiefermuskeln der Schlangen und ihre Beziehungen zu den Speicheldrüsen. Zool. Jb., Abt. Anat. und Ont. der Tiere, **22** (1906) 173—224. — Hoffmann, C. K.: Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **6** Abt. III (1890) 1401—2086. — Kathariner, L.: Die Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchsorgane. Zool. Jb., Syst. B, **13** (1900) 415—439. — Klaauw, C. J. van der: Cerebral skull and facial skull. A contribution to the knowledge of skull-structure. Arch. Neerl. de Zoologie, **7** (1945) 16—37. — Klaauw, C. J. van der: Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. Arch. Neerl. de Zoologie, **9** (1948—1952) 1—361. — Klaauw, C. J. van der: Architectuur van de schedel. Versl. Verg. Akad., Amsterdam **59** (1950) 40—44. — Klauber, L. M.: A statistical study of the rattlesnakes, VI Fangs. Occ. Pap. S. Diego Soc. Nat. Hist., **30** (1939) 5, 1—61. — Klauber, L. M.: Rattlesnakes. Berkeley & Los Angeles, University of California Press (1956). — Leutscher, A.: The mechanics of snakes. Discovery XI (1950) 391—395. — Luciani, L.: Physiologie des Menschen, III. Jena, Gustav



Fischer (1907). — Matthes, E.: Geruchsorgan. In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius & W. Lubosch, 2, 2. Hälfte (1934) 879–948. Berlin und Wien, Urban & Schwarzenberg. — Noble, G. K. und Schmidt, A.: The structure and the function of the facial and labial pits of snakes. Proc. Amer. Phil. Soc., 77 (1937) 263–289. — Phisalix, M.: Animaux venimeux et venins. Vol. 2. Paris, Masson & Cie. (1922). — Radowanowitsch, M.: Der Giftapparat der Schlangen, mit besonderer Berücksichtigung der *Naja tripudians*. Jena Z. Naturw., 63 (1928) 560–610. — Radowanowitsch, M.: Anatomische Studien am Schlangenkopf. Jena Z. Naturw., 69 (1935) 321–422. — Retzius, G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Morphologisch-histologische Studien II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und Säugetiere, 368 p., Stockholm, Samsar & Wallin (1884). — Rose, W.: Snakes, mainly South African. Capetown, Masken Miller Ltd. (1955). — Solger, B.: Beiträge zur Kenntnis der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morphol. Jb., 1 (1876) 3, 467–495. — Versluys, J.: Kraniaum und Visceralskelett der Sauropsiden: Reptilien. In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch, 4 (1936) 699–808. Berlin und Wien, Urban & Schwarzenberg.

Dr. Pieter Dullemeijer, Leyden (Holland),  
Zool. Laboratory of the State University

## **Development of the Skull in Catfishes**

### **Part IV — The development of chondrocranium in *Arius jella* Day (Ariidae) and *Plotosus canius* Ham. (Plotosidae) with an account of their inter-relationships**

By

**H. R. Srinivasachar**

With 10 figures

(Received Oktober 4 rd, 1957)

#### **Introduction**

In my earlier papers [Srinivasachar 1956, 1957, 1958], I have described the development of the chondrocranium in some of the members of the four siluroid families Schilbeidae, Bagridae, Heteropneustidae and Clariidae with a view to asses the usefulness of chondrocranial characters in a revision of the systematics of the group. In this paper I propose to describe the devolopment of the chondrocranium in two marine (estuarine) catfishes, *Arius* and *Plotosus*.

#### **Material and Methods**

The material for study consists of three stages of *Arius* collected from Porto Novo area by Prof. R. V. Seshaiya, Annamalai University and two stages of *Plotosus* kindly sent by Dr. N. K. Panikkar, Chief Research Officer, Mandapam. The fry were fixed in 4 percent formalin and Bouins fluid and transferred to 70 percent alcohol for upgrading. Some of the older stages were decalcified with 1 percent  $HNO_3$  in 70 percent alcohol. The sections were cut at 10 micra and stained in Mallorys triple, Ehrlich Haematoxylin and Delafield Haematoxylin and were counterstained in the latter two cases with eosin. The following stages of the two genera havebeen examined.

	Head-length.	Total length.	Remarks.
<i>Arius jella</i> Day.			
Stage 1. ....	1.8 mm.	10.0 mm.	Yolk sac large, Wax model.
Stage 2. ....	3.0 mm.	22.0 mm.	Transverse sections.
Stage 3. ....	4.0 mm.	29.0 mm.	Yolk sac considerably reduced, Wax model.

*Plotosus canius* Ham.

Stage 1. ....	2.0 mm.	14.0 mm.	Transverse sections.
Stage 2. ....	2.4 mm.	16.0 mm.	Wax model.

Wax model reconstructions were made for the study of the chondrocranium

### Observations

Stage 1. Morphology of the chondrocranium of *Arius*.

(Head-length 1.8 mm. Total length 10 mm: Figs. 1, 2 and 3).

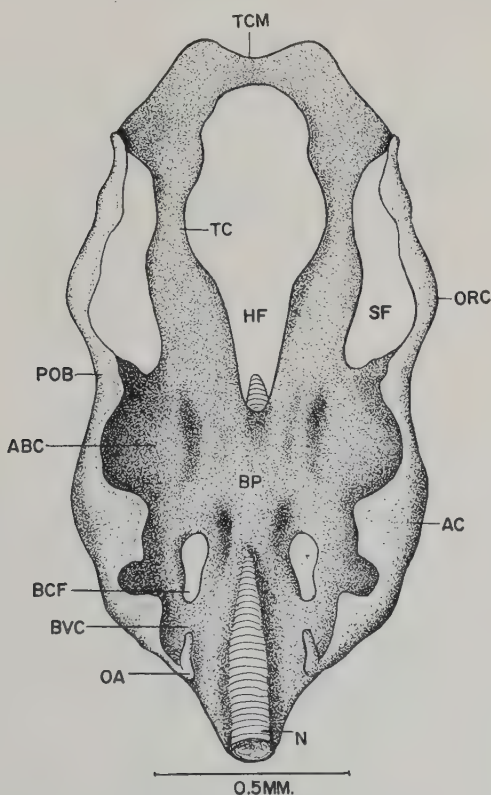


Figure 1. Dorsal view of the chondrocranium of 10 mm. stage of *Arius* (Wax model)

**Externals:** This is the earliest stage in the development of the chondrocranium that has been studied. The embryo is just visible externally on the large yolk sac. Externally a pair of large eyes is visible. The barbels which are characteristic features of the Siluroidea are still wanting and the caudal region is very much elongated. The nasal sacs are not prominently seen and hence the region in front of the eyes is very much abbreviated. The rudiments of the pectoral and pelvic fins are not developed.

**The chondrocranium:** The head skeleton is considerably developed. In the ethmoid region the trabeculae (Figs. 1, 2, tc) are united to form a trabecula communis (trabecular commissure; Fig. 1, tcm) which extends only to about 60 micra and anteriorly they diverge away from each other to form the trabecular horns (ethmoid cornua). Anteriorly the trabeculae are broad and extend backwards in the form of rods on either side of a large hypophysial fenestra (hf). The nasal septum is still not developed in this stage.

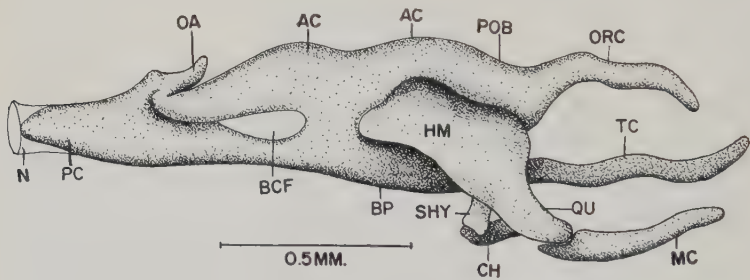


Figure 2. Lateral view of the chondrocranium of 10 mm. stage of *Arius* (Wax model)

The orbitotemporal region is represented by a pair of orbital cartilages (Figs. 1, 2, orc) extending dorsally from the postorbital process (pob) of the auditory capsule (ac) to the ethmoid region. On each side in front of the auditory capsule the large gap between the trabecula and orbital cartilage can be regarded as the sphenoid fissure (sf) having no anterior boundary; the lamina orbitonasalis or the preoptic root of the orbital cartilage is still not developed. The optic, oculomotor, abducens and the branches of trigeminal and facial nerves pass through this sphenoid fissure as in the other siluroids studied.

The auditory region is incompletely developed. The cavity of the auditory capsule opens into the cranial cavity throughout its length.



The septa separating the semicircular canals are not developed. A roofing cartilage is not seen in any part of the chondrocranium. The auditory capsule is fused extensively with the basal plate (Fig. 1, bp) except in the posterior region on either side of the notochord (n) in the region of the sacculus where a small basicapsular fenestra (Figs. 1, 2, bcf) is noticed. Hence the anterior basicapsular commissure (Fig. 1, abc) is extensive. The region behind the basicapsular fenestra is the basivestibular commissure (bvc).

The notochord passes through the basal plate and anteriorly projects into the hypophysial fenestra (Fig. 1, hf). The anterior half of the notochord is enclosed in the basal plate whereas the posterior half is intracranial in position.

A pair of occipital arches (Figs. 1, 2, oa) is noticed behind the auditory capsules and fused with the posterior wall of the auditory

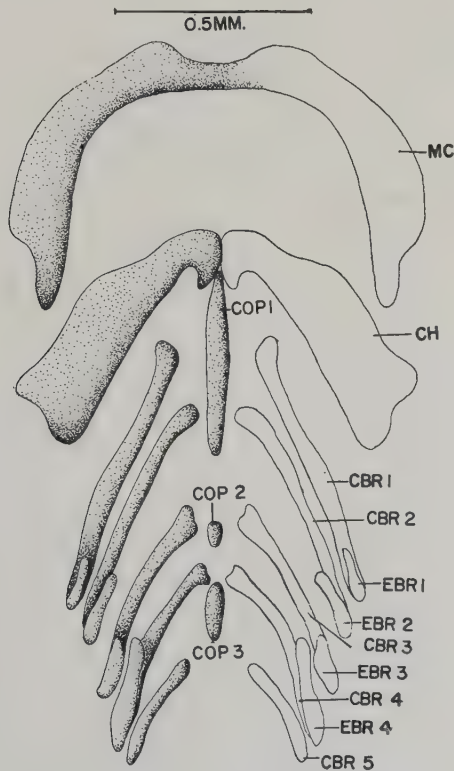


Figure 3. Hyobranchial skeleton of the chondrocranium of 10 mm. stage of *Arius* (Wax model)

capsules enclosing jugular foramina through which the glossopharyngeal and vagus nerves emerge from the cranium. However, the occipital arches are still incomplete and are not connected dorsally by a tectum posterius.

The visceral arches: In the first visceral arch, Meckel's cartilages (Figs. 2, 3, mc) are completely developed and are fused anteriorly. Each Meckel's cartilage has a narrow retroarticular process extending back from the region of articulation. Posteriorly each Meckel's cartilage articulates with the quadrate (Fig. 2, qu) which itself is fused with the hyomandibula (hm). The dorsal half of the arch — the pterygoquadrate bar, is incomplete and therefore an upper jaw is still lacking. The only portion of the arch which is developed in this stage is the quadrate which is fused with the hyomandibula as stated above. In the second visceral arch, the hyomandibula is in the form of a plate articulating with the post-orbital process of the orbital cartilage and the anterior portion of the auditory capsule in the region of the anterior semicircular canal. The hyomandibula is actually situated on the ventral aspect of the auditory capsule so much so a portion of the auditory capsule and postorbital process of the orbital cartilage project over the hyomandibula. The hypohyal is not clearly demarcated from the ceratohyal (Figs. 2, 3, ch). The ceratohyal is expanded and is connected with the hyomandibula by a distinct stylohyal (Fig. 2, shy).

The branchial arches with the hypo-, cerato- (Fig. 3, cbr 1–5) and epi-branches (ebr 1–4) are developed. The pharyngobranchs of the first four branchial arches are still lacking in this stage. The demarcation between the hypo- and cerato-branches of the branchial arches cannot be made out. The copula formed by the fusion of the basibranchs and basihyal is divided into three pieces, copula 1 (cop 1), copula 2 (cop 2) and copula 3 (cop 3). The first copula extends from the posterior end of the hypohyals to the region of second branchial arch. The second copula is in relation with the third branchial arch, but the fourth branchial arch arises in front of the copula 3. The fifth arch arises posterior to the third copula.

Stage 3: Morphology of the chondrocranium of *Arius* (Head-length 4.0 mm. Total length 29.0 mm. Figs. 4, 5 and 6).

In this stage chondrocranium is fully formed and a few ossifications have already taken place. The chondrocranium is considerably developed over the previous stage described. In the ethmoid region,

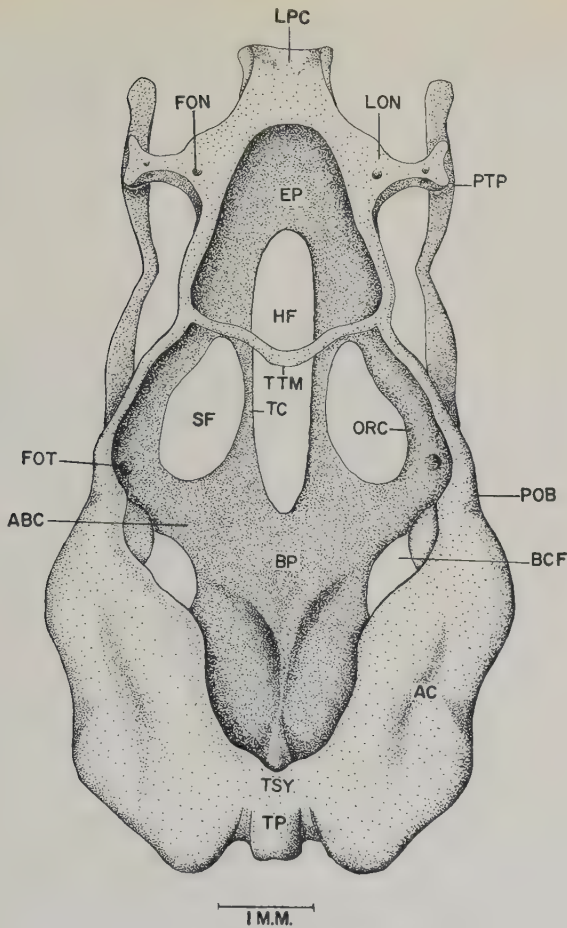


Figure 4. Dorsal view of the fully formed chondrocranium of *Arius* (29 mm. stage: Wax model)

the trabeculae (Figs. 4, 5, tc) have united completely to form an extensive ethmoid plate (Fig. 4, ep) and anteriorly it rises to form a thick lamina precerebralis (Figs. 4, 5, lpc) which extends posteriorly in the form of a thin nasal septum. Anteriorly the ethmoid region is very broad and does not show the ethmoid cornua noticed in some of the siluroids. Dorsally the nasal septum is connected with the lamina orbitonasalis by a short sphenoseptal commissure (ssc). The lamina orbitonasalis connecting the orbital cartilages with the ethmoid plate, is quite thick and is pierced by three foramina (fon) which is a very unusual feature in the siluroid chondrocranium.

Out of the three foramina, two of them are more dorsal in position and the other is slightly ventral; it is observed that the superficial and profundus branches of the trigeminal nerve pass through the dorsal foramina, and the orbitonasal artery passes through the ventral foramen.

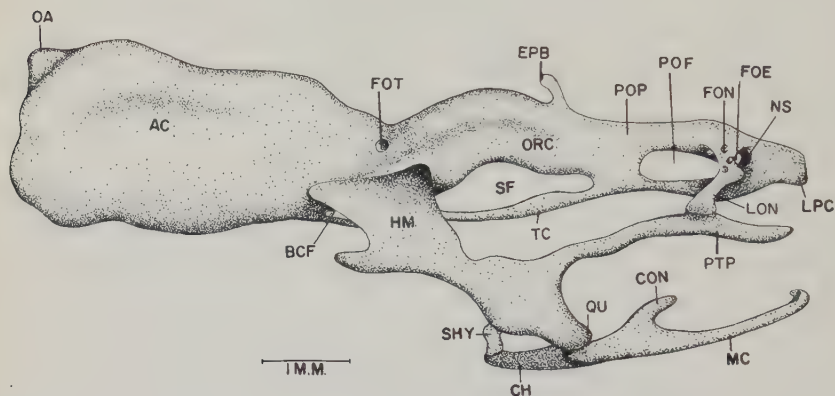


Figure 5. Lateral view of the fully formed chondrocranium of *Arius* (29 mm, stage: Wax model)

The olfactory nerve leaves the cranium through a large olfactory foramen (Fig. 5, foe) which faces more anteriorly than laterally as observed in the other siluroids studied. The olfactory foramen is bordered dorsally by the sphenoseptal commissure, mesially by the posterior end of the nasal septum, laterally by the lamina orbitonasalis and ventrally by the ethmoid plate. The nasal organ is placed on either side of the nasal septum and is almost uncovered by cartilage except in the posterior end where a small lateral extension of the ethmoid plate—the solum nasi, is seen in front of the lamina orbitonasalis forming a sort of floor for the posterior part of nasal sac.

In the orbito-temporal region, the orbital cartilages (Figs. 4, 5, orc) which were incomplete and rod-like in the previous stage have now developed into massive plate-like cartilages and have joined the lamina orbitonasalis. The preoptic root of the orbital cartilage is very much reduced and a preoptic fontanelle (Fig. 5, pof) is noticed behind the lamina orbitonasalis. Ventrally the trabeculae are also developed into plate-like cartilages reducing the hypophyseal fenestra (Fig. 4, hf). The sphenoid fissure (Figs. 4, 5, sf) giving exit



to the optic, oculomotor, trigeminal, abducens and facial nerves is now complete but reduced and is pushed slightly to a ventrolateral position an account of the enormous growth of the orbital cartilages. Behind the orbit the orbital cartilage passes into the postorbital cartilage (Fig. 4, pob) which forms the lateral wall to the cranium between the orbit and auditory capsule. The postorbital process is pierced by the oticus branch of facial nerve (Figs. 4, 5, fot) innervating the lateral line sensory canal. The orbital cartilages anteriorly are united dorsally by an epiphysial bar (epb) which divides the dorsal fontanelle into anterior smaller and posterior larger fontanellae. A small taenia tecti medialis (ttm) could be made out projecting from the epiphysial bar into the posterior fontanelle. The eyes are surrounded by well developed sclerotic cartilages.

The carotid artery passes medially to the trabecula after passing through the hypophysial fenestra. A hypophysial vein is absent as in other siluroids.

The auditory capsules (Figs. 4, 5, ac) are completely formed and well developed. All the three septa separating semicircular canals are present. Ventrally the auditory capsules are connected with the basal plate which shows a small anterior basicapsular commissure (Fig. 4, abc) and a large basicapsular fenestra (bcf) behind the sphenoid fissure. The basal plate (bp) is quite extensive and in the posterior end a pair of deep grooves which are characteristic features of the siluroids, for the accommodation of sacculi, are seen on either side of the notochord. The notochord is very much reduced and posteriorly it is completely enclosed in the basal plate. Dorsally the auditory capsules are connected by a thin tectum synoticum (tsy) which is continuous with the tectum posterius (tp) of the occipital arches as in other siluroids.

The glossopharyngeal and vagus nerves pass through the common fissura metotica between the auditory capsules and occipital arches.

**The visceral arches:** All the visceral arches are well chondrified and completely formed. In the first visceral arch the pterygoid process (Figs. 4, 5, ptp) which was not developed in the earlier stage is now completely formed and anteriorly articulates in the region of lamina orbitonasalis by means of a very short ethmopalatine process. Posteriorly the anterior pterygoid process has grown backwards to fuse with the processus pterygoideus of the quadrate. Thus a condition seen in other teleosts like *Salmo* (de Beer 1937) is seen

in *Arius* for the first time among the siluroids studied. This sort of quadrate-pterygoid process continuity is an unusual feature among the siluroids where an independent anterior process is invariably observed. But the body of the quadrate (Fig. 5, qu) is fused with the hyomandibula (hm) as in other siluroids studied.

The ventral Meckel's cartilages (Fig. 5, mc) are cylindrical cartilages possessing prominent coronoid processes (con) in front of the region of articulation with the quadrate. Anteriorly the two Meckel's cartilages are bent upwards at the point where they meet, but do not fuse with each other. A short retroarticular process could be made out in the posterior end of Meckel's cartilage behind the region of articulation with the quadrate.

In the second visceral arch the hyomandibula is a platelike cartilage articulating in the region of the post-orbital process and the anterior semicircular canal of the auditory capsule. The hyomandibula anteriorly is continuous with the pterygoquadrate bar of the first visceral arch. The hyomandibular branch of the facial nerve

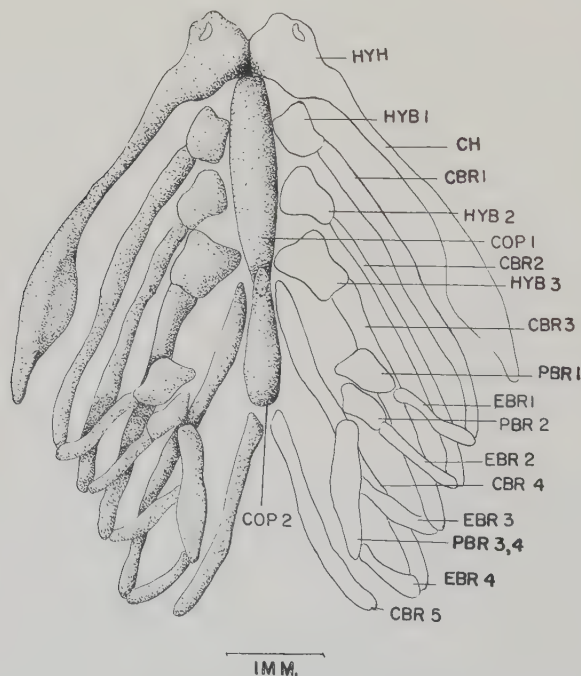


Figure 6. Hyobranchial skeleton of the fully formed chondrocranium of *Arius* (29 mm, stage: Wax model)

passes in front of the hyomandibular cartilage. A small independent interhyal (Fig. 5, shy) connects the antero-ventral region of the hyomandibula with the posterior end of the ceratohyal (Figs. 5, 6, ch).

In the hyoid cornu, the hypohyal (Fig. 6, hyh) is a short piece of cartilage and possesses a foramen anteriorly for the exit of the hyoidean artery. The two hypohyals are fused posteriorly with each other and a basihyal is absent. Each hypohyal continues posteriorly as the ceratohyal and is connected by an interhyal with the hyomandibule as stated above.

In the branchial arches the basibranchials are fused to form the copulae. The copulae consist of two long pieces of platelike cartilages running along the middle line of the hyobranchial cartilages. The first copula (Fig. 6, cop 1) extends from the posterior end of the hypohyals to the postero-ventral side of the fourth branchial arch. The second copula (cop 2) starts from the anterodorsal side of the third branchial arch and extends upto the anterior end of the fifth branchial arch. In the first three branchial arches the hypo- (hyb 1-3), cerato- (cbr 1-5), epi- (ebr 1-4) and pharyngobranch demarcations are distinct. But in the fourth branchial arch the hypobranch is not distinct from the ceratobranch (cbr 4). The pharyngobranchs (pbr 1, pbr 2) of the first and second arches are independent whereas those of the third and fourth arches (pbr 3, 4) are fused as in other siluroids. The fifth arch (cbr 5) is represented by only a pair of ceratobranchs.

#### Morphology of the chondrocranium of *Plotosus* (16 mm. stage; Figs. 7, 8 and 9).

In this stage chondrocranium is fully formed and shows certain peculiarities particularly in the ethmoid region.

The ethmoid region anteriorly is limited by a lamina precerebralis (Figs. 7, 8, lpc) which extends forwards as an elongated projection ending blindly. This extension of the chondrocranium could be regarded as virtually a nasal septum which is very much broadened. An ethmoid cornua noticed in *Amiurus* (Kindred, 1919) is completely absent. The olfactory foramen (Fig. 8, foe) is very much reduced and is placed laterally to the ethmoid region. The solum nasi seen as lateral extensions of the ethmoid plate in other siluroids, is completely reduced and is practically absent. The nasal sacs lie on either side of the posterior end of the lamina pre-

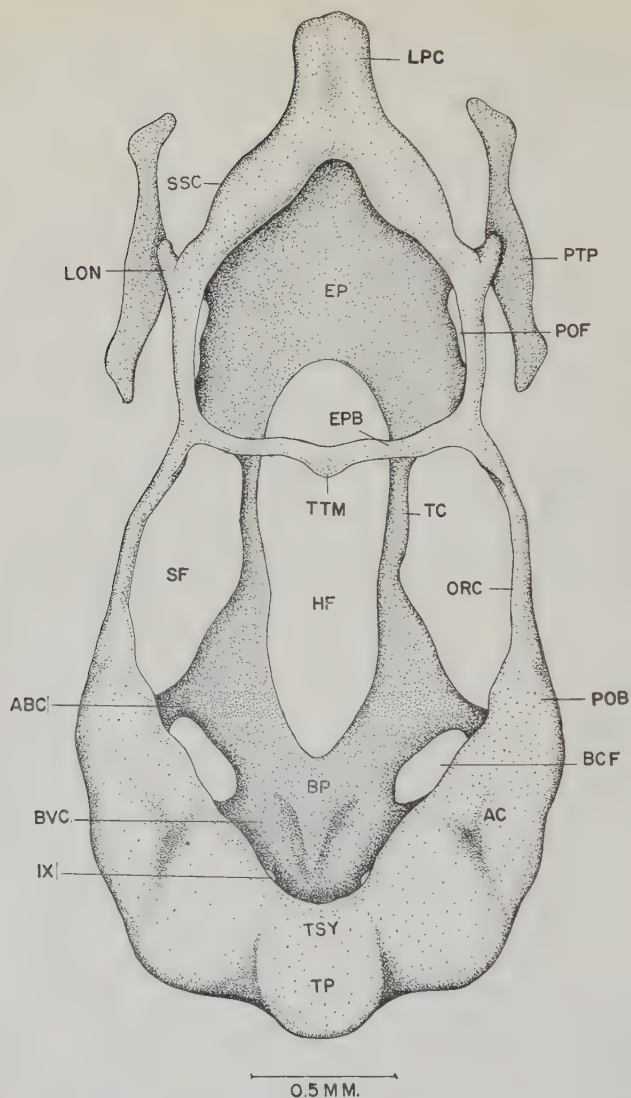


Figure 7. Dorsal view of the fully formed chondrocranium of *Plotosus* (16 mm. stage: Wax model)

cerebralis and are entirely unprotected by cartilage. The lamina precerebralis is connected with the lamina orbitonasalis (Figs. 7, 8, lon) by a small sphenoseptal commissure (ssc) which forms a roof for the olfactory foramen. The lamina orbitonasalis connecting the orbital cartilage (orc) with the ethmoid plate is thin and possesses



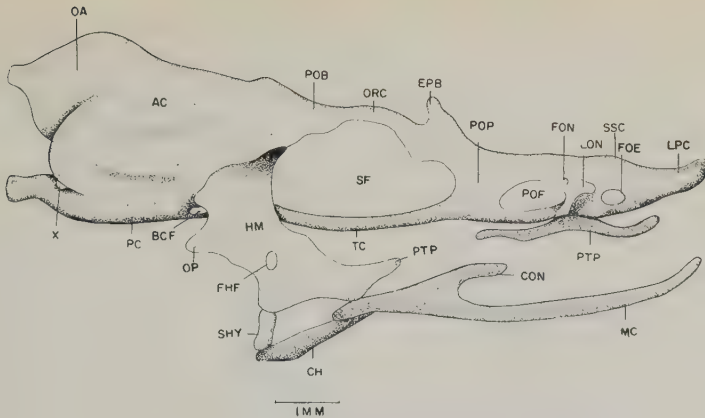


Figure 8. Lateral view of the fully formed chondrocranium of *Plotosus* (16 mm. stage; Wax model)

short anterior extension in the form of a small stump. The ophthalmic branch of the trigeminal nerve passes through a foramen in the lamina orbitonasalis (Fig. 8, fon).

The rod-like trabeculae (Figs. 7, 8, tc) are united anteriorly to form the trabecula communis or the ethmoid plate (Fig. 7, ep) and form a floor for the anterior part of the brain. The trabeculae are for large part separated by an extensive hypophysial fenestra (hf). Dorsally the orbital cartilages which continue posteriorly from the lamina orbitonasalis are very much reduced and to a large extent they are in the form of rod-like cartilages. In the mid-orbital region the orbital cartilages are connected by an epiphysial bar (Figs. 7, 8, epb) which shows a small taenia tecti medialis (Fig. 7, ttm). In front of the epiphysial bar the orbital cartilages are united with the trabeculae by the preoptic root (pop) of the orbital cartilages leaving large preoptic fontanellae (Fig. 8, pof) behind the laminae orbitonasales. On either side between the trabeculae and orbital cartilages is a large sphenoid fissure (Figs. 7, 8, sf) giving exit to the most of the nerves, i. e., optic, oculomotor, trigeminal, abducens and facial nerves. A myodome is completely absent as in most of the siluroids.

In the auditory region the cavity of the auditory capsule (Figs. 7, 8, ac) opens extensively into the cranial cavity except for the three septa, - septa semicircularis anterior, laterale and posterius. The foramen for the exit of the oticus branch of the facial nerve innervating the sensory canal is absent. Externally the enlargements for

the three semicircular canals are obvious. The parachordals are extensively fused with the auditory capsules leaving a large basicapsular fenestra (bcf). Only a small strut of cartilage, — the anterior basicapsular commissure (Fig. 7, abc) separates the large sphenoid fissure from the basicapsular fenestra. The glossopharyngeal and vagus nerves leave by independent foramina. The portion of the cartilage in front of the glossopharyngeal foramen (Fig. 7, IX) is the basivestibular commissure (bvc). The foramen for the vagus nerve is situated between the occipital arch and the auditory capsule posteriorly. The anterior end of the notochord extends up to the line of the posterior semicircular canal. The cavi sacculi in the basal plate (bp) project ventrally on either side of the notochord to a great extent so that an external bulge or bulla and an internal groove are noticed. The auditory capsules are connected dorsally in the posterior region by a thin tectum synoticum (tsy) and the tectum is fused with the tectum posterius (tp) of the occipital arches.

**The visceral arches:** In the mandibular arch the two meckelian cartilages are fused anteriorly and on each side Meckel's cartilage possesses a coronoid process in the form of an extension in front of the quadrate articulation. The broad pterygoid process which is independent of the quadrate part is connected with the anterior part of the chondrocranium in the region of the lamina orbitonasalis. An ethmopalatine or a rostopalatine process of the pterygoid process is absent. The quadrate cartilage, as in other siluroids studied, is completely fused with the hyomandibula (Fig. 8, hm). The anterior extension, the processus pterygoideus of the quadrate (ptp) is reduced so much so the gap between the pterygoid process (ptp) and the processus pterygoideus of the quadrate is large.

The hyomandibula articulates with the auditory capsule in the region of the anterior and lateral semicircular canals and is in the form of a thin plate. Ventrally the hyomandibula is connected with the posterior part of the ceratohyal by an independent piece of cartilage, the interhyal (Fig. 8, shy). A foramen for the exit of the hyomandibular branch of the facial nerve is noticed in the hyomandibula. The hypohyal (Fig. 9, hyh) is a stout piece of cartilage and possesses a deep groove anteriorly for the hyoidean artery (ghy). A basihyal is absent, as the anterior end of the copula arises posterior to the hypohyals. The ceratohyal (Figs. 8, 9, ch) continues posteriorly from the hypohyal and is not distinct from the hypohyal.

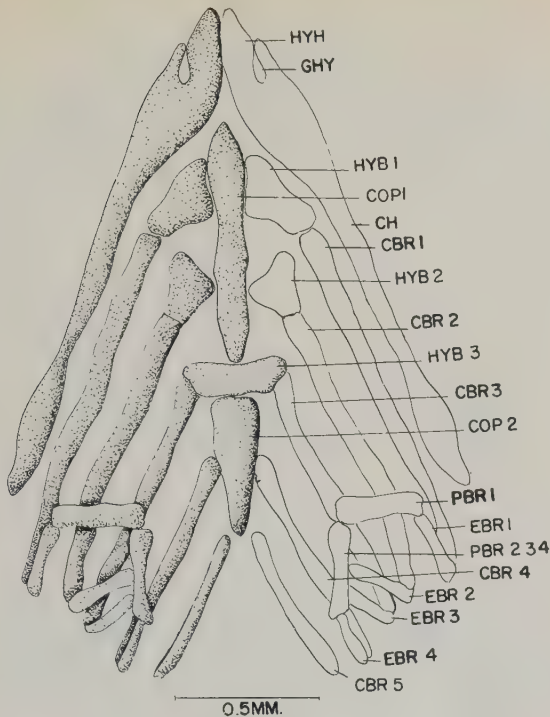


Figure 9. Hyobranchial skeleton of the fully formed chondrocranium of *Plotosus* (16 mm, stage: Wax model)

The basibranchials are fused to form a median copula which is divided into two portions, copula 1 (Fig. 9, cop 1) and copula 2 (cop 2). The anterior portion of the copula 2 is broad and ventrally is produced in the form of a narrow process. The first two branchial arches arise laterally to the first copula but the third branchial arch arises dorsally and between the first and second copula. The fourth branchial arch arises ventro-lateral to the second copula. The hypobranchs (hyb 2) of the first two arches are distinct but in the fourth branchial arch the hypobranchs (hyb 4) are not distinct from the ceratobranchs (cbr 4). The hypobranchs of the third branchial arch (hyb 3) are fused with each other in the middle line. The pharyngobranchs of the second, third and fourth arches (pbr 2 3 4) are fused together whereas the pharyngobranch of the first arch is free. This is an unusual feature. The fifth arch is represented by only the ceratobranch (cbr 5) arising posterior to the copula 2.

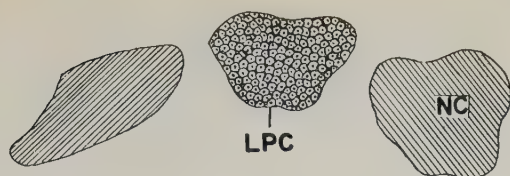
### Discussion

It is interesting to note that there is a progressive variation in the ethmoid region of the siluroids studied so far by me. In the chondrocranium of catfishes it is only the ethmoid region that shows the greatest variation. Generally in the teleosts the ethmoid plate is formed by the direct fusion of the anterior ends of the trabeculae. But in *Lepidosteus* (Veit, 1911) and *Amia* (Pehrson, 1922) the anterior ends of the trabeculae are at first united by means of a small strip of trabecular commissure and later, it expands to form an ethmoid plate. This condition has not been noticed in other teleosts. However, in the 10 mm. stage of *Arius* a similar trabecular commissure is first developed to about 60 micra in length and in the 22 mm. and 29 mm. stages large and expanded ethmoid plate is developed. Such a trabecular commissure has not been observed by me in any stage of the development of the chondrocranium in *Heteropneustes* or *Clarias* (Srinivasachar, 1958). But it is not possible to say whether a trabecular commissure is developed during the ontogeny of other siluroids like *Amiurus* (Kindred, 1919), *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia* (Srinivasachar, 1956). *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar, 1957) and also of *Plotosus* as their early developmental stages have not been studied.

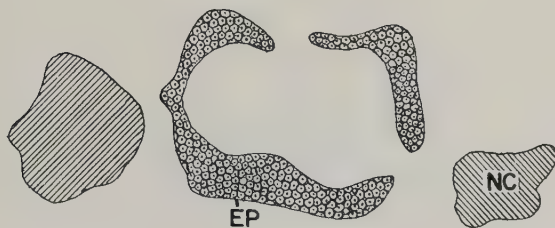
There appears to be a gradual reduction of the cartilaginous floor of the nasal sacs in the siluroids studied. In *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia* (Srinivasachar, 1956) the solum nasi almost forms the entire floor for the nasal sacs. In *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar, 1957) the solum nasi is reduced and forms only half the floor for the nasal sacs. Further reduction of the solum nasi is observed in *Heteropneustes* and *Clarias* (Srinivasachar, 1958). But in *Arius* the solum nasi is almost completely reduced except for the tiny lateral projection in the posterior end of the nasal sac in front of the lamina orbitonasalis. Finally in *Plotosus* the solum nasi is eliminated altogether from the ethmoid region so much so the nasal sacs do not have cartilaginous floor at all. In this connection comparative figures of the anterior and posterior ethmoid regions are drawn (Figs. 10a-10r) to show the gradual reduction of the solum nasi in *Plotosus*, *Arius*, *Heteropneustes*, *Clarias*, *Rita*, *Mystus*, *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia*.

In siluroids like *Amiurus* (Kindred, 1919) and *Ailia* (Srinivasachar, 1956) the nasal alar cartilages ("Nasenflügelknorpel" of

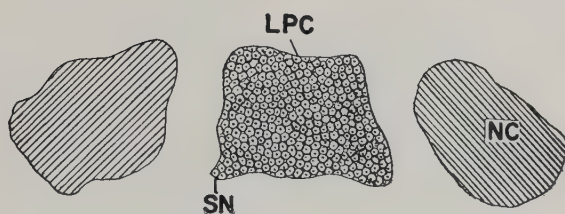




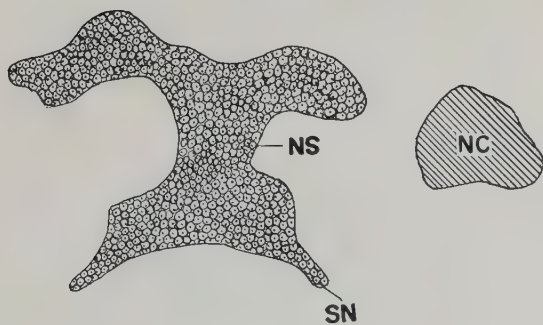
10 a



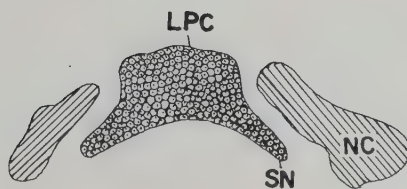
10 b



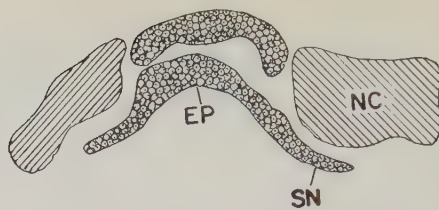
10 c



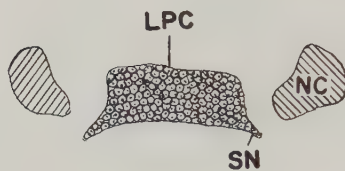
10 d



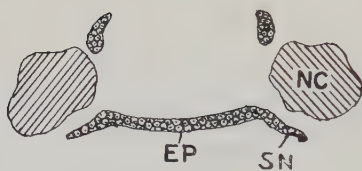
10 e



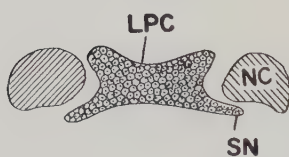
10 f



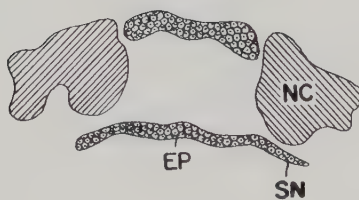
10 g



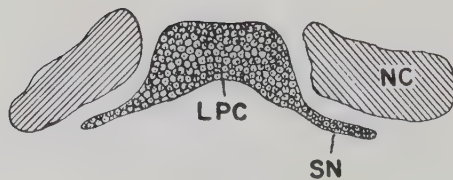
10 h



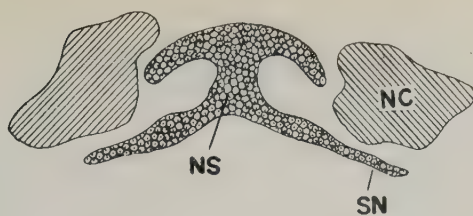
10 i



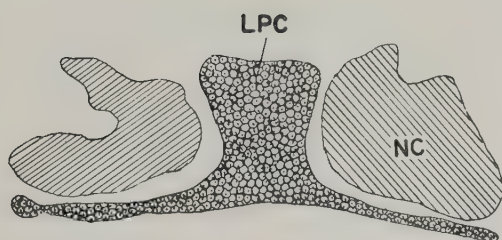
10 j



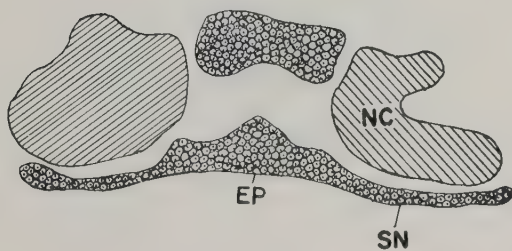
10 k



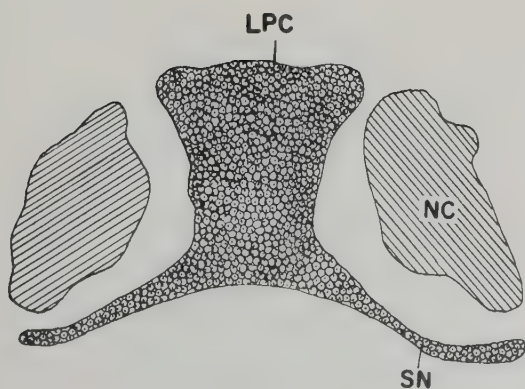
10 l



10 m



10 n



10 o

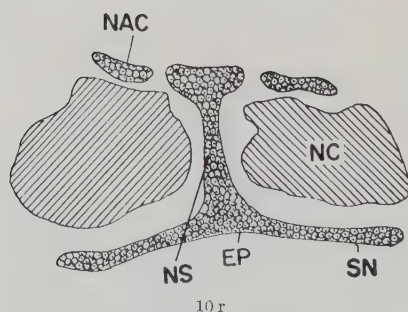
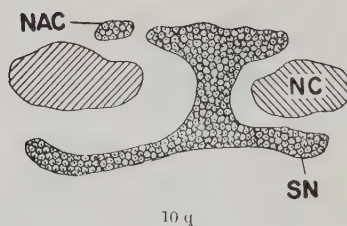
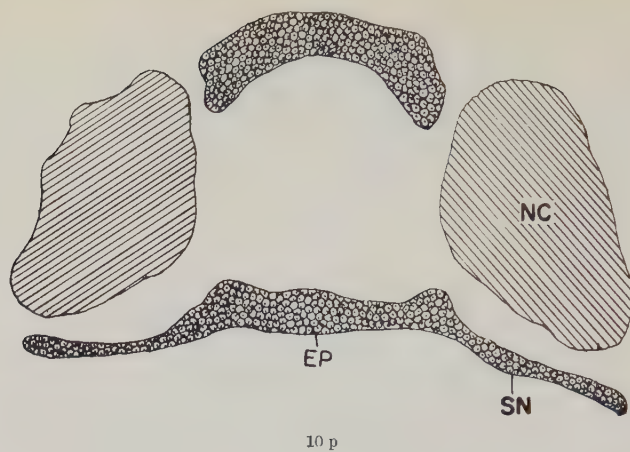


Figure 10. A selected series of transverse sections of the anterior and posterior ethmoid regions of the siluroid chondrocrania

a, b. *Plotosus*; c, d. *Arius*; e, f. *Heteropneustes*; g, h. *Clarias*; i, j. *Rita*; k, l. *Mystus*; m, n. *Silonia*; o, p. *Pangasius*; q, r. *Ailia*



Sagemehl, 1885) are noticed forming a sort of roof for the nasal sacs. Thus in *Ailia* the nasal sac possesses a complete floor (solum nasi), a lateral wall (anterior extension of the lamina orbitonasalis) and a posterior boundary (lamina orbitonasalis). The nasal alar cartilages are absent on other siluroids studied. Norman (1926) stated that these cartilages chiefly occur in the cyprinoids.

The lateral wall of the nasal region is formed by the anterior extension of the lamina orbitonasalis in most of the siluroids. There is a gradual reduction of the extension of the lateral wall in the siluroids studied by me. In *Ailia* the lateral wall is considerably developed and almost covers the entire region of the nasal sacs and is bent upwards anteriorly. But in *Silonia* and *Pangasius* the same condition is noticed but the anterior portion is straight. In *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar, 1957) the lateral wall is reduced and further reduction of the same has been noticed in *Heteropneustes* and *Clarias* (Srinivasachar, 1958). Finally in *Arius* and *Plotosus* a maximum reduction of the anterior extension of the lamina orbitonasalis is observed.

The lamina orbitonasalis arises as an outgrowth from the postero-lateral edge of the ethmoid plate as in *Lepidosteus* (Veit, 1911), *Amia* (Pehrson, 1922) and other teleosts like *Salmo* (de Beer, 1937), *Ophicephalus* (Srinivasachar, 1953), *Heteropneustes* and *Clarias* (Srinivasachar, 1958). But in the syngnathid group, *Cyclopterus* (Uhlmann, 1921), *Siphonostoma*, *Syngnathus* (Norman, 1926) and *Hippocampus* (Kadam, 1958) the lamina orbitonasalis chondrifies independently of the ethmoid plate and later joins it. In most of the teleosts like *Salmo* (Gaupp, 1906), *Amiurus* (Kindred, 1919), *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia* *Mystus* (Srinivasachar, 1956, 1957) and *Plotosus* the lamina orbitonasalis is pierced by a foramen for the passage of the ophthalmic branch of the trigeminal nerve. Whereas in others like *Clupea* (Wells, 1922), *Anguilla* (Norman, 1926), *Ophicephalus* (Srinivasachar, 1953) and *Rita* the nerve passes dorsal to the lamina orbitonasalis. But in *Heteropneustes* (Srinivasachar, 1958) in addition to the ophthalmic foramen in the lamina there is also a foramen for the artery. *Arius* exhibits three foramina in the lamina orbitonasalis, dorso-laterally to the olfactory foramen; the two dorsally placed ones give exit to the ophthalmic and profundus branches of the trigeminal nerve and through the ventral one an artery passes.

In most of the siluroids studied a lamina precerebralis forming the anterior boundary for the cranial cavity is noticed as in *Silonia*, *Pangasius*, *Rita*, *Heteropneustes* and *Clarias* (Srinivasachar, 1956, 1957, 1958). In all these cases the olfactory foramen is large. In *Ailia* (Srinivasachar, 1956) a distinct nasal septum is observed between the nasal sacs. In *Plotosus* the lamina precerebralis extends quite backwards and the olfactory foramen is very much reduced. But in *Arius* the lamina precerebralis is broad and the olfactory foramen is placed more anteriorly being directed forwards (antero-medial). The relationship between the brain, the olfactory lobe and nasal sac in the siluroids like *Amiurus* (Kindred, 1919), *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia Mystus*, *Rita*, *Heteropneustes*, *Clarias*, *Arius* and *Plotosus* (Srinivasachar, 1956, 1957, 1958) conforms to the cyclostome type as enunciated by Sagemehl (1885) where the "olfactory lobe lies between the brain and the nasal sacs within the cranial cavity and is closely applied to both".

As a general rule the myodomes are absent in the Siluroidea except in *Rita* (Srinivasachar, 1957) where a small anterior myodome has been noticed. However, Bhimachar (1933) has eescribed a myodome in the adult skull of *Silandia*.

The orbitotemporal region is very uniform in most of the siluroids studied. The trabeculae are almost plate-like and generally do not become discontinuous till late in the development of the chondrocranium as in *Amiurus* (32 mm: Kindred, 1919) and *Mystus* (23 mm: Srinivasachar, 1957b). The platytrabic type of chondrocranium appears to be a common feature noticed in all the siluroids studied, as the interorbital septum is absent in all of them. This type is also characteristic of most selachians, *Lepidosteus* (Veit, 1911), *Amia* (Pehrson, 1922), *Acipenser* (de Beer, 1925), *Polypterus* (Moy-Thomas, 1933) while in other teleosts it is noticed in *Homaloptera* among Cyprinoidea (Sagemehl, 1891) and *Ophecephalus* (Srinivasachar, 1953).

The presence of a sphenoid fissure bordered by the dorsal orbital cartilage and the ventral trabecula giving exit to optic, oculomotor, trigeminal, abducens and facial nerves is almost a general feature in all the siluroids studied. Only in *Ailia* (Srinivasachar, 1958) the oculomotor nerve has a separate exit in the preoptic root of the orbital cartilage. But in other teleosts like *Syngnathus* (Kindred,

1921, 1924), *Anguilla* (Norman, 1926), *Salmo* (de Beer, 1937) and *Cambusia* (Ramaswami, 1945), a trigemino-facialis chamber with a ventro-lateral boundary formed by the lateral commissure is noticed, giving exit to the branches of trigeminal and facial nerves. A lateral commissure is absent in all the siluroids studied.

In most of the siluroids like *Amiurus* (Kindred, 1919), *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia*, *Mystus*, *Rita*, *Heteropneustes* and *Clarias* (Srinivasachar, 1956, 1957, 1958) and *Arius*, the orbital cartilage is quite massive and plate-like, forming a side wall for the cranium in the orbitotemporal region. But in *Plotosus* the orbital cartilages are much reduced and are rod-like. The preoptic fontanellae in *Arius* and *Plotosus* are considerably large and are situated behind the lamina orbitonasalis. In other teleosts like *Clupea* (Wells, 1922) *Amia* (Pehrson, 1922), *Solea* and *Pleuronectes* (Berril, 1925) and *Salmo* (de Beer, 1937) the lateral wall in the orbitotemporal region is formed by the taenia marginalis (orbital cartilages; supraorbital cartilages of Norman, 1926). In *Amia* (Pehrson, 1922) the supraorbital bar arises as an independent piece between the eye and mesencephalon and later fuses anteriorly with the lamina orbitonasalis and posteriorly with the anterior end of the auditory capsule. In *Salmo* (de Beer, 1937), *Clupea* (Wells, 1922), *Pleuronectes* and *Soles* (Berril, 1925) and *Ophicephalus* (Srinivasachar, 1953) the orbital cartilages arise as extensions of the auditory capsules and anteriorly fuse with the laminae orbitonasales as in *Heteropneustes* (Srinivasachar, 1958). In selachians the lateral walls of the orbitotemporal region arise as a pair of independent sphenolateral cartilages (van Wijhe, 1922; alisphenoid of Sewertzoff, 1897; orbital cartilages of de Beer, 1937) which in later stages become fused with the ectethmoids anteriorly and the trabeculae ventrally. But Norman (1926) is of the opinion that the extensive orbital cartilages seen in the siluroids (Platytrabic chondrocranium) are derived secondarily by the ventral extension of the rod-like orbital cartilages of other teleosts and are not homologous with the sphenolateral ones of selachians.

The parachordals are extensively fused in front of the notochord in all the siluroids studied. It appears to be almost a general feature in the siluroids studied that a pair of deep grooves is noticed in the posterior region on either side of the notochord for the accommodation of sacculi and lagenae. Such a feature is also seen in *Lepi-*

*dosteus* (Veit, 1911), *Cyclopterus* (Uhlmann, 1921), *Sebastes* (Mackintosh, 1923) and *Clupea* (Norman, 1926).

The auditory capsules in the siluroids do not present any special features and conform to the general pattern of these structures observed in other teleosts like *Gymnarchus* (Assheton, 1907), *Anquilla* (Norman, 1926) and *Salmo* (de Beer, 1937). In some siluroids like *Silonia* and *Pangasius* (Srinivasachar, 1956) the anterior region of the auditory capsule is pierced by the otic branch of the facial nerve whereas in *Amiurus* (Kindred, 1919) and *Ailia* (Srinivasachar, 1956) the foramen is noticed in the postorbital process of the orbital cartilage. But in *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar, 1957), *Clarias* and *Heteropneustes* (Srinivasachar, 1958) and *Plotosus* the foramen is absent.

There appears to be some variation with regard to the exit of the glossopharyngeal and vagus nerves in the chondrocranium of siluroids studied. In some of the members like *Amiurus* (Kindred, 1919), *Mystus*, *Heteropneustes* and *Clarias* (Srinivasachar, 1957, 1957c) the glossopharyngeal nerve possesses an independent foramen as in *Plotosus* whereas in others like *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia* and *Rita* (Srinivasachar, 1956, 1957) both glossopharyngeal and vagus nerves pass through the fissura metotica as in *Arius*.

It is extremely interesting to note that in all the siluroids the roofing cartilage in the posterior region is formed by a thin tectum synoticum which is fused with tectum posterius of the occipital arches. This feature is almost a general character of the siluroid chondrocranium as it has been observed in all the forms studied by me and also in *Ictalurus* (Ryder, 1887) and *Amiurus* (Kindred, 1919). However, in teleosts like *Gasterosteus* (Swinerton, 1902), *Salmo* (de Beer, 1937), *Gambusia* (Ramswami, 1945) and *Ophicephalus* (Srinivasachar, 1953) the tectum posterius does not contribute to the formation of the roofing cartilage in the posterior region and a tectum synoticum connecting the auditory capsules is well developed. In *Syngnathus* (Kindred, 1921, 1924) and *Acipenser* (de Beer, 1937) the tectum synoticum and tectum posterius are developed but the two roofing cartilages are not continuous with each other.

An independent rostral cartilage though observed in some of the teleosts like *Macrurus* (Sagemehl, 1891), *Silurus*, *Callichthys* (Pollard, 1935a), *Syngnathus* (Kindred, 1921), *Sebastes* (Mackin-



tosh, 1923) and others, is completely absent in all the siluroids studied by me. The barbel cartilages supporting the barbels are noticed in *Ictalurus* (Ryder, 1887), *Ailia* and *Clarias* (Srinivasachar, 1956, 1958) and are absent in all the other siluroids studied by me.

The fate of the mandibular arch though uniformly the same in all the siluroids studied, differs fundamentally from the other teleosts. The anterior portion or the pterygoid process of the upper part of the arch (palatoquadrate bar) arises independently and remains independent of the posterior quadrate part in siluroids like *Ictalurus* (Ryder, 1887), *Amiurus* (Kindred, 1919), *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia*, *Mystus*, *Rita*, *Heteropneustes*, *Clarias* (Srinivasachar, 1956, 1957, 1958) and *Plotosus*. In *Arius*, however, the pterygoid process is continuous with the quadrate in the 29 mm. stage. This is the only instance where the anterior pterygoid process is fused with the posterior quadrate in the siluroids that have been studied so far. Among the other teleosts where independent chondrification of the pterygoid process has been described are *Clupea* (Wells, 1922) and *Ophicephalus* (Srinivasachar, 1953). While in *Ophicephalus* the quadrate is fused with hyomandibula, the quadrate is distinct from the hyomandibula in *Clupea* according to Norman (1926). Generally in other teleosts like *Gasterosteus* (Swinerton, 1902), *Salmo* (de Beer, 1937) and also in selachians the pterygoid process arises as an anterior outgrowth of independent quadrate. A fusion of the quadrate and the hyomandibula never takes place in these fishes. With regard to the fusion of the quadrate and the hyomandibula and independent chondrification of the pterygoid process, Norman (1926) and de Beer (1937) have regarded these conditions as undoubtedly secondary. It is not easy to answer why the quadrate part of the first visceral arch and the hyomandibula a portion of the second visceral arch should unite a feature so uniformly seen in the siluroids and in a few other teleosts. In *Heteropneustes* (Srinivasachar, 1958) the quadrate and the hyomandibula arise as one unit even from the earliest stage (3 mm.) of development. They continue to remain so throughout the development of the chondrocranium.

There appears to be a progressive increase in the extension of the anterior independent pterygoid process posteriorly in the various siluroids studied. In *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia* the pterygoid process is the shortest among the general studied and the

gap between the processus pterygoideus of the quadrate and the anterior pterygoid process is very large; in *Mystus*, *Rita*, *Heteropneustes*, *Clarias* and *Plotosus* the gap is reduced as the pterygoid process is considerably extended backwards. Finally in *Arius* the pterygoid process is continuous with the quadrate leaving no gap at all.

On account of the uniform occurrence of the fusion of the so called quadrate with the hyomandibula seen in all the siluroids studied and also the quadrate-hyomandibula chondrifying as a single piece even from the earliest stage as in *Heteropneustes*, it may be concluded that a separate quadrate never develops in the siluroid chondrocranium at any stage. At present it is not possible to say if it represents an united quadrate-hyomandibula or merely the hyomandibula with the posterior portion of mandibular arch wanting. If the latter is the case then the mandibular arch is represented in these forms only by the upper independent pterygoid process and the lower Meckels cartilage.

In many other teleosts like *Lepidosteus* (Veit, 1911), *Amia* (Pehrson, 1922), *Salmo* (de Beer 1937), *Gambusia* (Ramaswami, 1945) the mandibular arch is quite distinct having an upper pterygoquadrate bar and a lower Meckels cartilage. Though an independent chondrification of the pterygoid process is seen in *Amia* (Pehrson, 1922), a procartilaginouse connection with the quadrate exists for a time. But in *Anguilla* (Norman, 1926) the pterygoid process is never developed, though the quadrate part develops well at an early stage of ontogeny. In this connection Norman (1926) stated that this reduction was due „to the replacement of the primitive upper jaw (palatoquadrate) by the bony premaxillary and maxillary“. In an advanced stage of *Gasterosteus* (Swinerton, 1902) the middle part of the pterygoquadrate is ossified very early, the anterior and posterior ends being widely separated.

In the second visceral arch the hyomandibula which is a plate-like cartilage articulates in *Mystus*, *Heteropneustes* and *Clarias* (Srinivasachar, 1957, 1958) in the region of the postorbital and anterior semicircular canal region of the auditory capsule, as in *Arius* and *Plotosus*; the articulation is therefore unusually forward. But in *Pangasius*, *Ailia*, *Silonia* and *Rita* (Srinivasachar, 1956, 1957) the articulation of the hyomandibula is at the region of the lateral semicircular canal of the auditory capsule. In most of

the other teleosts, it has been generally observed that the articulation of the hyomandibula is seen in the region of the lateral semi-circular canal of the auditory capsule. The hyomandibular branch of the facial nerve passes in a gap in front of the hyomandibular cartilage in *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia*, *Mystus* and *Rita* as in *Arius*. However, during the early development of the chondrocranium in *Heteropneustes* and *Clarias* the nerve is seen to pass through a foramen in the hyomandibula as in *Amiurus* (Kindred, 1919) and *Plotosus*. The former condition might have taken place by the absorption of a portion of the hyomandibular cartilage in front of the nerve. The relation between the hyomandibular nerve and hyomandibular cartilage differs considerably in different groups of fishes. In *Acipenser* (Sewertzoff, 1928) the nerve passes below and posterior to the hyomandibula and in *Polypterus* (de Beer, 1937) the nerve divides into the hyoid and mandibular branches and while the latter passes outwards in front of the hyomandibula, the former passes outwards behind the cartilage. In all the other modern teleosts (Neopterygii) the hyomandibular nerve passes piercing through the hyomandibular cartilage.

A symplectic extension of the hyomandibula is absent in all the siluroids studied and in the adult skull also a symplectic bone has never been reported in any catfish. But the symplectic has been observed in most of the other teleosts like *Gasterosteus* (Swinnerton, 1902), *Syngnathus* (Kindred, 1921), *Clupea* (Wells, 1922) *Amia* (Pehrson 1922), *Salmo* (de Beer 1937) and *Ophicephalus* (Srinivasachar, 1953). Allis (1915) stated that the symplectic in bony fishes is an independent cartilage and represents possibly the „hypertrophied middle one or ones of the branchial rays of the mandibular arch“. However, Norman (1926) stated that the above observation was „not supported by embryological evidence.“ But in the 10.5 mm. stage of *Salmo* (de Beer, 1937) the symplectic has been shown to be distinct from the hyomandibula though a procartilaginous connexion exists between them. On the assumption that the symplectic part is fused with the hyomandibula, de Beer (1937) has used the term hyosymplectic. Eaton (1945) however, is „inclined to doubt that a symplectic occurred in the ancestry of *Polypterus*“. A symplectic is not present in any Dipnoi (Eaton, 1945). Further Eaton (1945) is of the opinion that the symplectic which has been noticed in most of the teleosts is better developed in specialised forms than in primitive lines.

The interhyal is noticed in the majority of the siluroids studied as in *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia*, *Heteropneustes* and *Clarias* and in *Amiurus* (Kindred, 1919) it arises as a ventral extension of the hyomandibula whereas in other siluroids like *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar, 1957) the interhyal is separate from the hyomandibula as also in *Plotosus* and *Arius*. But in *Lepidosteus* (Veit, 1911) and *Amia* (Pehrson, 1922) the interhyal chondrifies independently in the ligament connecting the hyomandibula with the ceratohyal. In *Salmo* (Stöhr, 1822; Zanichelli, 1909) the interhyal appears to be segmented off from the ceratohyal. The interhyal is completely absent in *Gymnarchus* (Assheton, 1907).

### Summary and conclusion

Two stages in the development of the chondrocranium in *Arius* and one stage in that of *Plotosus* have been described.

In the 10 mm. stage of *Arius* the trabeculae have united anteriorly by a thin trabecular commissure. The orbital cartilages are anteriorly free and are not connected with the ethmoid region. The rudiments of the occipital arches could be made out behind the auditory capsules. In the visceral arch skeleton, the pterygoid process is still not developed. All the branchial arches are developed.

In the 29 mm. stage the chondrocranium is fully formed. The lamina precerebralis is developed and extends posteriorly as the thin nasal septum. The olfactory foramen is large and placed more anteriorly to the ethmoid region. The lamina orbitonasalis possesses three foramina for the passage of the profundus and supperficial branches of the trigeminal nerve and a blood vessel. The solum nasi is very much reduced and the nasal organ is almost uncovered by cartilage. The orbital cartilages are massive and plate-like and have united with the laminae orbitonasales. The glossopharyngeal and vagus nerves pass through a common fissura metotica. In the visceral arch the pterygoid process is continuous with the quadrate which is fused with the hyomandibula. The hyomandibular branch of facial nerve passes in a gap in front of the hyomandibular cartilage.

The chondrocranium is fully formed in the 16 mm. larva of *Plotosus*. The lamina precerebralis is broad and does not extend backwards as a nasal septum. The olfactory foramen is much reduced and placed laterally to the ethmoid region. The solum nasi



is completely absent. The lamina orbitonasalis is thin and possesses a single foramen for the exit of the ophthalmic branch of the trigeminal nerve. The orbital cartilages are rod-like and are connected by an epiphysial bar. The glossopharyngeal and vagus nerves pass out by independent foramina. In the visceral arch skeleton the pterygoid process is independent of the quadrate. Meckels cartilages are fused anteriorly. In the branchial arches the pharyngobranchs of the second, third and fourth arches are fused and the pharyngobranch of the first arch is free.

### Conclusion

The present study supports the retention of *Arius* and *Plotosus* as two independent genera under two different families. *Arius* exhibits a complete pterygoquadrate bar while it is incomplete in *Plotosus*; there is a tiny solum nasi in *Arius* and *Plotosus* completely lacks it. A nasal septum is present only in *Arius* and the orbital cartilages are much more broadly developed forming a lateral wall than in *Plotosus*. Further, in exhibiting the absence of a nasal floor and the presence of ampullae of Lorenzini (Berg, 1947), *Plotosus* is to be considered as very primitive. On the other hand *Arius* in showing the characters enumerated above for the genus, may be regarded as more specialised.

### Acknowledgement

I am deeply indebted to Dr. L. S. Ramaswami, for suggesting the problem and for valuable guidance and to Prof. B. R. Seshachar, for helpful criticisms and encouragement. I am thankful to Messrs. A. B. Lakshman and K. M. Kadam for help in the preparations of illustrations. Finally I wish to express my sincere thanks to the Council of the National Institute of Sciences of India for the award of a Junior Research Fellowship which provided me an opportunity for this study.

### Key to the lettering

abc,	anterior basicapsular commissure;
ac,	auditory capsule;
bef,	basicapsular fenestra;
bp,	basal plate;
bvc,	basivestibular commissure;
cbr 1-5,	ceratobranchs 1-5;

ch,	ceratohyal;
con,	coronoid process of Meckel's cartilage;
cop 1-3,	copulae 1-3;
ebr 1-4,	epibranchs 1-4;
ep,	ethmoid plate;
epb,	epiphysial bar;
foe,	olfactory foramen;
fhf,	foramen for the hyomandibular branch of facial nerve;
fon,	foramen orbitonasale;
fot,	foramen for otic branch of facial nerve;
ghy,	groove for the hyoidean artery;
hf,	hypophysial fenestra;
hyb 1-4,	hypobranchs 1-4;
hyh,	hypohyal;
hm,	hyomandibula;
lon,	lamina orbitonasalis;
lpc,	lamina precerebralis;
mc,	Meckel's cartilage;
n,	notochord;
nc,	nasal alar cartilage;
ns,	nasal septum;
orc,	orbital cartilage;
oa,	occipital arch;
op,	opercular process of the hyomandibula;
pc,	parachordal;
pbr 1-2,	pharyngobranchs 1-2;
pbr 3,4,	fused pharyngobranch of third and fourth branchial arches;
pof,	preoptic fontanelle;
pop,	preoptic root of orbital cartilage;
pob,	postorbital process of the auditory capsule;
ptp,	pterygoid process;
ptp',	processus pterygoideus of the quadrate;
qu,	quadrate;
sf,	sphenoid fissure;
shy,	stylohyal (interhyal);
sn,	solum nasi;
sse,	sphenoseptal commissure;
te,	trabecula;
tem,	trabecular commissure;
tp,	tectum posterius;
tsy,	tectum synoticum;
ttm,	taenia tecti medialis;
IX,	glossopharyngeal foramen;
X,	vagus foramen;

### References

Allis, E. P.: On the origin of the hyomandibular of the Gnathostome fishes. *Journ. Morph.* **26** (1915) 563. — Assheton, R.: Development of skull



in *Gymnarchus*. Budgett Memorial volume, Nr. 14 (1907) 293. Cambridge. — Berg, L. S.: Classification of Fishes, both recent and fossil. (English translation: J. W. Edwards, Michigan (1947). — de Beer, G. R.: The development of chondrocranium in *Acipenser*. Quart. J. micr. Sci. **69** (1925) 671. — de Beer, G. R.: The development of the vertebral skull. Oxford (1937). — Berril, N. J.: The development of skull in Sole and Plaice. Quart. J. micr. Sci. **69** (1925) 217. — Bhimachar, B. S.: On the morphology of the skull of certain Indian catfishes. Half-yearly J. Mysore Uni. **7** (1933) 1. — Eaton, T. H. Jr.: Symplectic, Copeia, No. 1 (1945) 22. — Kadam, K. M.: The development of chondrocranium in the Sea-horse, *Hippocampus* (Lophobranchii). J. Linn. Soc. Lond. **43** (1958) 557. — Kindred, J. E.: The skull of *Amiurus*. Illinois Biol. Monogr. **5** (1919) 1. — Kindred, J. E.: Development of chondrocranium in *Syngnathus*. J. Morph. **35** (1921) 425. — Kindred, J. E.: Development of skull in *Syngnathus*. Amer. J. Anat. **53** (1924) 421. — Mackintosh, N. A.: The chondrocranium of teleost fish (*Sebastes marinus*). Proc. Zool. Soc. Lond. 501 (1923). — Moy-Thomas, J. A.: Development of chondrocranium of *Polypterus*. Quart. J. micr. Sci., **76** (1933) 209. — Norman, J. A.: The development of chondrocranium of Eel (*Anguilla vulgaris*) with observation on the comparative morphology and development of chondrocranium in bony fishes. Phil. Trans. (B) **274** (1926) 369. — Pehrson, T.: Some points in the cranial development of Teleostomian fishes (*Amia*). Acta. Zool. Stockh. **3** (1922) 1. — Ramaswami, L. S.: The chondrocranium of *Gambusia* (Cyprinodontes) with an account of the osteocranium of the adult. J. Mysore Univ. (n. s.) **6** (1945) 19. — Ryder, J. A.: On the development of the osseous fishes, including Marine and Freshwater forms. Rep. U. S. Fish. Comm. **13** (1887) 489. — Sagemehl, M.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien. Morph. Jahrb. **10** (1885) 1. — Sagemehl, M.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morph. Jahrb. **17** (1891) 489. — Sewertzoff, A. N.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz. **13** (1897) 409. — Sewertzoff, A. N.: The development of chondrocranium in *Acipenser*. Acta. Zool. Stockh. **9** (1928) 193. — Srinivasachar, H. R.: The development of chondrocranium in *Ophicephalus*. J. Linn. Soc. Lond. **42** (1953) 238. — Srinivasachar, H. R.: Development of skull in Catfishes. Part. I. Development of the chondrocranium in *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia* (Schilbeidae). Proc. Nat. Inst. Sci. India. **22** (B) (1956) 335. — Srinivasachar, H. R.: Development of skull in Catfishes. Part II. Development of chondrocranium in *Mystus* and *Rita*. (Bagridae). **98**, Heft 2 (1957) 244. — Srinivasachar, H. R.: Development of skull in Catfishes. Part III. Development of chondrocranium in *Heteropneustes* (Heteropneustidae) and *Clarias* (Clariidae). (in press) (1958). — Stöhr, P.: Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Festschr. 3. Sekul. d. A. J. Maximilian Würzburg. **2** (1882) 73. (Quoted by de Beer 1937) — Swinnerton, H. H.: A contribution of the morphology of teleostean head skeleton, based upon a study of the development of the skull of the three spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Quart. J. micr. Sci. **45** (1902) 503. — Uhlmann, E.: Studien zur Kenntnis

des Schädels von *Cyclopterus lumpus* L. I. Morphogenese des Schädels. Jenaische Zeitschr. Natur. **57** (1921) 275. — Veit, O.: Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere. I. Die Entwicklung des Primordialcraniums von *Lepidosteus osseus*. Anat. Hefte. **44** (1911) 93. — Wells, F. R.: On the morphology of the chondrocranium of the larval Herring (*Clupea harengus*). Proc. zool. Soc. Lond. **1213** (1922). — Wijhe, J. W. van: Frühe Entwicklungsstadien des Kopf- und Rumpfskeletts von *Acanthias vulgaris*. Bijdr. Dierk. **22** (1922) 271. — Zanichelli, W.: Sullo sviluppo dello Scheltro viscerale della Trota (*Salmo fario* L.). Boll. Soc. zool. Ital. Roma. **10** (1909) 239.

H. R. Srinivasachar,  
Bangalore, India,  
Department of Zoology, Central College

---

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle(Saale), Gr. Steinstr. 51  
Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstr. 8  
Fernruf 2 78 36

Lizenz-Nr. 50345 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik

Herstellung: III-9-5 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1 1629